

Respuesta de pira (*Amaranthus dubius* Mart. ex Tell.) y amaranto (*Amaranthus cruentus* L.) al déficit hídrico

María S. Ferrarotto S.*

¹Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Apdo. 4579. Maracay 2101. Aragua, Venezuela

RESUMEN

Amaranthus cruentus es una especie cultivada y *A. dubius* una maleza ampliamente distribuida en Venezuela con potencial para su cultivo. A fin de comparar su respuesta en condiciones de déficit hídrico, se determinó la distribución de biomasa, el crecimiento y estado hídrico a 60 plantas de cada especie distribuidas al azar en condiciones controladas de riego continuo (RC) o suspensión del riego (SR) a los 25 d después de la siembra (dds). La mayor cantidad de biomasa por planta se distribuyó en el vástago tanto en RC como en SR, difiriendo ($P \leq 0,05$) a los 45 y 50 dds. El área foliar fue mayor ($P \leq 0,05$) en *A. dubius* debido a SR a partir de los 35 dds, mientras que en *A. cruentus* a partir de los 40 dds. La tasa de crecimiento relativo no difirió entre especies durante el desarrollo vegetativo, con valores entre 0,16 y 0,19 g MS planta/d, respectivamente; mientras la tasa de asimilación neta se incrementó de 7,74 a 10,15 g/m²/d en SR en el caso de *A. dubius*. La relación de área foliar en ambas especies disminuyó con la edad en 0,02 m²/g, independientemente del nivel de suministro de agua. La relación raíz/vástago ($0,11 \pm 0,02$) y el índice de masa radical ($0,09 \pm 0,02$) no fueron afectados por SR. El contenido relativo de agua disminuyó en SR para *A. dubius* de 83,7 a 45,7%, y en el caso de *A. cruentus* de 86,3 a 55,7%. *A. dubius* fue más afectada por SR mostrando reducción significativa del área foliar y la biomasa del sistema radical más tempranamente que *A. cruentus*, así como un acortamiento de su ciclo con incrementos en la tasa de asimilación neta como estrategia adaptativa a condiciones de déficit hídrico.

Palabras clave: *Amaranthus*, biomasa, crecimiento.

Response of spleen amaranth (*Amaranthus dubius* Mart. ex Tell.) and purple amaranth (*Amaranthus cruentus* L.) to water deficit

ABSTRACT

A. cruentus is a cultivated species and *A. dubius* a weed widely spread in Venezuela with some crop potential. To compare the response of both species to water deficit, biomass distribution, growth and hydric status were determined to 60 plants of each specie randomly distributed under controlled conditions of continuous irrigation (CI) and irrigation suppression (IS) at 25 days after sowing (das). Larger biomass per plant was allocated in the shoot in CI and IS with significant differences ($P \leq 0,05$) at 45 and 50 das. The foliar area was significantly higher in *A. dubius* in response to IS from 35 das and in *A. cruentus* from 40 das. The relative growth rate did not differ between species during the vegetative phase being between 0.16 and 0.19 g MS plant/d, respectively and the net assimilation rate increased from 7.74 to 10.15 g/m²/d with IS only in *A. dubius*. The leaf area ratio decreased with age independently of water conditions in 0.02 m²/g. Root/Shoot relation (0.11 ± 0.02) and the root biomass index (0.09 ± 0.02) in both species were not affected by IS. In both species, the relative water content decreased in

*Autor de correspondencia: María Ferrarotto

E-mail: ferrarottom@agr.ucv.ve

IS for *A. dubius* (83.7 to 45.7%) and *A. cruentus* (86.3 to 55.7%). *A. dubius* was more affected by IS than *A. cruentus*, showing earlier significant differences in the foliar area and root system biomass and also a cycle shortness with net assimilation rate increases as a possible adaptative strategie to water stress conditions.

Key words: *Amaranthus*, biomass, growth.

INTRODUCCIÓN

Las especies del género *Amaranthus* son de reconocida importancia por su elevado valor nutricional y diversidad de uso (Arellano *et al.*, 2004), así como por su tolerancia a la sequía (Johnson y Henderson, 2002). Su cultivo se valora en México y Centro América, existiendo interés en desarrollarlo comercialmente en Estados Unidos de América, Europa y algunos países de América Latina (Arellano *et al.*, 2004). En Venezuela, la pira (*Amaranthus dubius* Mart. ex Tell.) es una especie silvestre frecuentemente encontrada como maleza en cultivos, como el caso de las siembras hortícolas del sistema tomate-pimentón en el Valle de Quibor del edo. Lara, en las que un 31,5% de las malezas son de la familia Amaranthaceae (Martínez y Alfonso, 2003). En las áreas de pastoreo, su alta frecuencia de aparición en potreros obliga incluso a la implantación de estrategias de manejo integrado de malezas (Benejam, 2006).

Por su parte, el amaranto (*Amaranthus cruentus* L.), especie cultivada en Argentina y México, ha recibido atención tanto en el área de investigación básica como aplicada, y ha sido introducida en Venezuela como cultivo experimental (Carmona y Orsini, 2005). Su follaje y granos se han utilizado para consumo humano; sin embargo, es necesario generar investigación tendente a reducir los niveles de ácido oxálico y nitratos en el follaje, así como promover el uso de sus granos, de gran valor nutricional aunque con dificultades para su empleo a nivel comercial en virtud a su reducido tamaño (FAO, 2010).

Adicionalmente, la pira y el amaranto han sido consideradas como especies promisorias para su cultivo sobre la base de características referidas a su capacidad para adaptarse a condiciones de estrés hídrico en regiones semi-áridas (Liu y Stützel, 2004), y su tolerancia al suministro limitado de agua, condiciones atribuidas a una mayor eficiencia en el uso del agua y a un extenso sistema de raíces laterales (Putnam, 1990). Sin embargo, no existen reportes sobre la respuesta comparada entre estas especies cuando son sometidas a déficit hídrico bajo condiciones controladas.

En este sentido, la presente investigación se planteó como objetivo determinar el efecto del déficit hídrico sobre la producción y distribución de biomasa, crecimiento, estado hídrico y profundidad de la raíz principal de *A. dubius* y *A. cruentus*, a los fines de identificar atributos que podrían ser utilizados como criterios para la selección de especies en función a factores limitantes del entorno.

MATERIALES Y MÉTODOS

Ubicación del ensayo

El ensayo se llevó a cabo en un invernadero tipo cobertizo, y en los laboratorios de Metabolismo Vegetal y Fisiología de Malezas y Cultivos Tropicales del Instituto de Botánica Agrícola, adscritos a la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela (UCV), localizados en Maracay, edo. Aragua. Dentro del cobertizo se registró diariamente radiación total (cal/cm²/d) con un piranómetro mecánico de cúpula (marca Weathertronics, modelo 3010), así como temperatura y humedad relativa a través de un higrotermógrafo (marca Weather Measure, modelo H-302).

Material vegetal

Se utilizaron semillas de *A. dubius* (Ad) obtenidas de plantas localizadas en los alrededores de la Urb. Calicanto de Maracay, edo. Aragua (10° 15' N y 67° 36' O) y semillas de *A. cruentus* (Ac), provenientes de la seminoteca del Jardín Botánico de Bön, Alemania. La siembra, a razón de 20 semillas/bolsa, se realizó directamente en bolsas plásticas negras de 15 cm de diámetro y 25 cm de alto, con orificios en el tercio inferior, y que contenían 6 kg de suelo franco-arenoso de reacción neutra (4% de arcilla, 34% de limo y 62% de arena). A los 12 d después de la siembra (dds) se efectuó un entraseque dejando sólo una planta por bolsa, para un total de 60 plantas de cada especie. Esta práctica agronómica garantizó la disponibilidad de plantas homogéneas respecto a su desarrollo.

Tratamientos y diseño del experimento

Considerando cada planta como una unidad experimental, y en función a cada especie considerada, éstas se asignaron al azar a dos condiciones de déficit hídrico, a saber: riego continuo (RC) y suspensión del riego a los 25 dds (SR). A partir de 25 dds, cinco plantas de cada tratamiento fueron muestreadas cada cinco días para un total de seis muestreos, a fin de realizar las determinaciones que se especifican a continuación.

Variables estudiadas

Crecimiento de las plantas y biomasa

El crecimiento de las plantas se evaluó durante el desarrollo vegetativo de cada especie, utilizando los principios de análisis de crecimiento clásico, según los cuales en esta fase el crecimiento es exponencial. Para las determinaciones de

peso seco y área foliar se consideró el momento de la aparición de la yema floral apical como el final de la fase exponencial de acumulación de biomasa (desarrollo vegetativo). En cada muestreo las plantas se separaron en sus órganos vegetativos, y éstos se deshidrataron en estufa de aire forzado a 70°C durante 48 h hasta obtener peso constante. El área foliar total por planta se determinó con un medidor automático (Hayashi Denkoh Co. Ltd. Modelo AAM-7). Tanto la tasa de crecimiento relativo promedio (TCR) como la tasa de asimilación neta (TAN) fueron estimadas empleando la hoja de cálculo propuesta por Hunt *et al.* (2002), la cual considera los parámetros de crecimiento como valores promedio entre dos momentos del muestreo, y determina el error estándar con un límite de confianza de 95%. Los componentes morfológicos del crecimiento, tales como: relación de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), relación de peso foliar (RPF) y relación peso seco de la raíz/peso seco del vástago (PSR/PSV), se estimaron con la misma hoja de cálculo como cocientes promedio para el intervalo de la etapa de desarrollo vegetativo. Para evaluar el efecto final de los tratamientos, las relaciones se obtuvieron para el intervalo 45-50 dds, momento en que se observó la activación de la yema floral terminal. La proporción de la biomasa total de la planta (PST) distribuida en la raíz (PSR/PST), o índice de masa radical, se registró a los 50 dds, a partir del cociente del peso de la raíz entre el peso de la planta entera (Fitter y Hay, 1987; Garnier, 1991). La profundidad radical se determinó a los 50 dds, empleando una cinta métrica para obtener la longitud de la raíz principal desde el cuello hasta el ápice.

Estado hídrico de las plantas

El potencial hídrico en el tejido (Ψ) se determinó a los 50 dds en la primera hoja en completa expansión a las 13:00 h, de acuerdo a lo descrito por Scholander *et al.* (1965) y con el empleo de una bomba de presión (PMS Instrument Company).

A partir de la hoja en completa expansión ubicada en el nudo inmediatamente inferior al de la hoja utilizada para la determinación del Ψ (Slatyer, 1967; Turner, 1981), el contenido relativo de agua (CRA) se determinó tomando en cada hoja 10 discos de 1 cm de diámetro. Este procedimiento se efectuó a las 13:00 h, con la ayuda de un perforador metálico y un soporte de madera en la porción media de la lámina foliar, evitando incluir porciones de la nervadura principal. Los discos se colocaron individualmente en cápsulas de Petri para ser trasladados al laboratorio donde se pesaron en una balanza analítica (marca Sartorius), obteniéndose el peso fresco (Pf). Luego, a cada cápsula se le agregaron 20 mL de agua destilada y se mantuvieron a 25°C durante 24 h a punto de compensación de luz. Transcurrido este lapso, cada disco se colocó sobre papel absorbente ejerciendo ligera presión contra el mismo por ambas caras para eliminar el exceso de agua adherida, pesando luego a completo turgor o saturación (Pst). Finalmente, los discos fueron transferidos a

cápsulas de Petri secas y se llevaron a estufa a 80°C durante 15 h para determinar el peso seco (Ps). El CRA se calculó a partir de la siguiente ecuación:

$$\text{CRA} = 100 * (\text{Pf}-\text{Ps}) * (\text{Pst}-\text{Ps})^{-1}.$$

Humedad del suelo

La capacidad de retención de humedad del suelo se determinó a -0,01; -0,1; -0,2; -0,3 y -0,5 MPa, mediante el método de la olla de presión, construyendo una curva de retención de humedad con la información obtenida. Por su parte, el contenido de humedad del suelo se determinó a los 50 dds, tomando 50 g de suelo en tres estratos distintos de cada bolsa, para luego ser deshidratados en estufa a 120°C durante 48 h, obteniendo el valor medio para la curva de retención de humedad para el cálculo del potencial hídrico. Estas evaluaciones se efectuaron en el laboratorio de Física de Suelos de la Facultad de Agronomía, UCV.

Análisis estadístico

Se realizó un análisis de la varianza por vía no paramétrica, aplicando la prueba de rangos múltiples de Kruskal-Wallis a un nivel de significación del 5%, analizando la información con el software Statistix versión 7,0 (Statistix, 1985).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los valores medios para las variables climáticas registrados dentro del cobertizo durante la realización del ensayo fueron: radiación total: 251,23 cal cm²/día, temperatura: 35°C máx y 22 °C mín, humedad relativa: 96% máx y 42 % mín.

Distribución de biomasa

Tal como se observa en la Figura 1, durante el desarrollo vegetativo las plantas de *A. dubius* acumularon mayor cantidad de biomasa que *A. cruentus*, con 4,32 y 2,25 g de biomasa en el vástago a los 50 dds, respectivamente. Aunque en ambas especies la cantidad de biomasa disminuyó en respuesta a SR. *A. dubius* distribuyó una mayor ($P \leq 0,05$) cantidad de biomasa hacia el vástago en comparación con *A. cruentus* (1,43 y 0,74 g, respectivamente).

Sobre este aspecto, se ha señalado que la identificación de patrones diferenciales de distribución de biomasa, morfología y fisiología del crecimiento puede ser de gran valor en estudios para el mejoramiento de plantas en el caso de agricultura de bajos insumos (Fitter y Hay, 1987). En este sentido, al considerar las especies por separado, se encontraron diferencias ($P \leq 0,05$) debidas a RC y SR en la biomasa del vástago en ambas especies a los 45 y 50 dds, y en la biomasa del sistema radical para *A. dubius* (40 y 45 dds) y *A. cruentus* (35 y 50 dds).

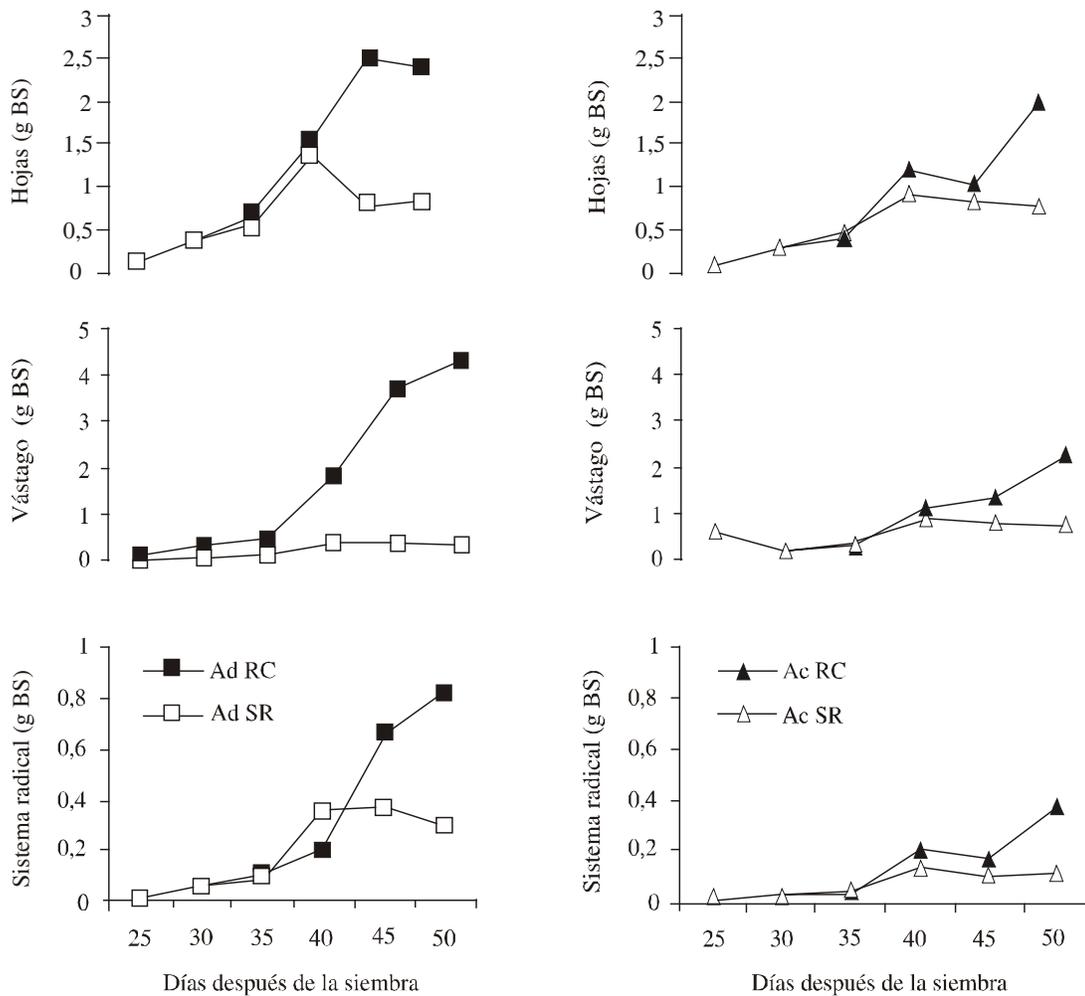


Figura 1. Producción de biomasa en plantas de *A. dubius* (Ad) y *A. cruentus* (Ac) durante el desarrollo vegetativo, bajo tratamientos de riego continuo (RC) y suspensión del riego (SR).

Con respecto a la biomasa distribuida en hojas (Figura 1), se observó una disminución en ambas especies en condiciones de SR. Dentro de cada especie, la biomasa distribuida en hojas mostró diferencias ($P \leq 0,05$) en RC y SR en *A. dubius* (35, 45 y 50 dds) y *A. cruentus* (45 y 50 dds).

En la Figura 2 se observa que, asociado a la abscisión de hojas adultas en condiciones de SR, *A. dubius* mostró una reducción ($P \leq 0,05$) del área foliar a los 50 dds de 1.288 a 229,5 cm² para RC y SR, respectivamente; en comparación con *A. cruentus* cuya área foliar disminuyó de 715 a 226,5 cm² para RC y SR, respectivamente. Es de hacer notar que bajo condiciones de RC, el área foliar máxima ocurrió en *A. dubius* a los 45 dds y en *A. cruentus* a los 50 dds, mientras que en condiciones de SR la máxima área foliar fue registrada a los 40 dds en ambas especies, existiendo

diferencias ($P \leq 0,05$) entre los valores de RC y SR. En este sentido, Hsiao (1973) y Hsiao y Acevedo (1974) señalan que la disminución en el área foliar ha sido considerada una estrategia adaptativa de especies que poseen resistencia al estrés hídrico.

Bajo los manejos hídricos considerados, ambas especies difirieron ($P \leq 0,05$) en la acumulación de biomasa del sistema radical a partir de los 30 dds, a los 20, 30, 40 y 50 dds en el caso de la biomasa del vástago y en biomasa foliar sólo a los 20 dds. Esto demuestra que, independientemente del nivel de suministro de agua, la biomasa distribuida en los órganos vegetativos de las especies bajo estudio difirió en iguales momentos o períodos después de la siembra.

En el Cuadro 1 se muestra que no se detectaron diferencias al comparar la TCR entre especies durante

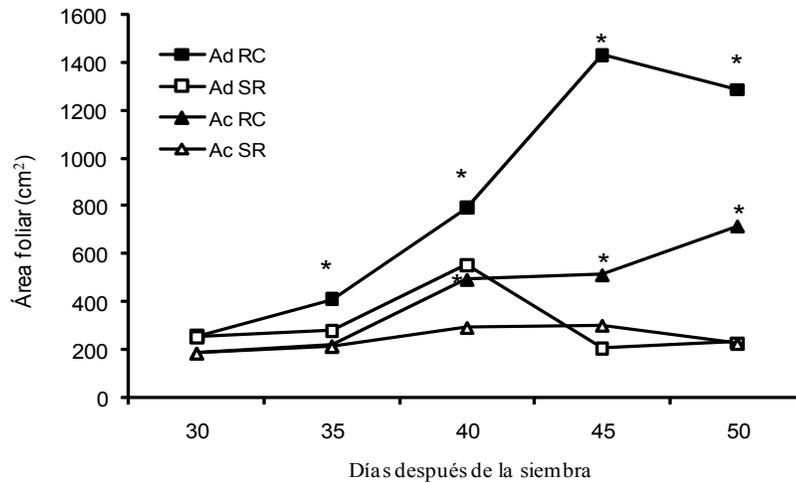


Figura 2. Área foliar de plantas de *A. dubius* (Ad) y *A. cruentus* (Ac) durante el desarrollo vegetativo, bajo tratamientos de riego continuo (RC) y suspensión del riego (SR). (* $P \leq 0,05$)

el desarrollo vegetativo en condiciones de RC y SR; sin embargo, es de hacer notar que en condiciones de RC, el desarrollo vegetativo de *A. dubius* culminó a los 45 dds, mientras que en condiciones de SR éste se completó a los 40 dds. En el caso de *A. cruentus*, el desarrollo vegetativo culminó a 40 dds, tanto en RC como en SR. El valor de TCR para *A. dubius* fue similar a los encontrados en estudios previos en los que se reportan registros de 0,26 y 0,18 g MS/d en plantas cultivadas bajo condiciones controladas (Arnaude y Ascencio, 1996).

La TAN presentó un incremento ($P \leq 0,05$) en *A. dubius* con un valor de 10,15 g/m²/d en SR, en comparación con 7,74 g/m²/d, entre los 25 y 40 dds en RC. En *A. dubius*, el área foliar se incrementó desde los 30 dds en RC, mientras

que en SR disminuyó significativamente respecto a RC a partir de 40 dds. El incremento en la TAN podría explicarse por la presencia de brotes axilares en esta especie creciendo en SR. A este respecto, Ferrarotto (2000) encontró correlación entre el incremento del número de trazas foliares a nivel del quinto nudo con la morfología externa y la proliferación de primordios foliares axilares de *A. dubius*, lo cual no observó en *A. cruentus*.

El Cuadro 2 muestra que la RAF fue similar en ambas especies durante el desarrollo vegetativo tanto en RC como en SR, y dependió más de RPF que del AFE, ya que RPF no varió con los tratamientos. Un comportamiento similar mostró el AFE en ambas especies.

Cuadro 1. Tasa de crecimiento relativo (TCR) y tasa de asimilación neta (TAN) en plantas de *A. dubius* y *A. cruentus* bajo dos niveles de suministro de agua.

Especie	Suministro de agua ¹	Tiempo ² (dds)	TCR ³ (g MS planta/d)	TAN ³ (g/m ² /d ¹)
<i>A. dubius</i>	RC	20-45	0,17 ± 0,03	7,74 ± 0,01b
	SR	20-40	0,19 ± 0,04	10,15 ± 1,49a
<i>A. cruentus</i>	RC	20-40	0,17 ± 0,01	6,56 ± 1,07a
	SR	20-40	0,16 ± 0,01	7,01 ± 1,48a

¹Riego continuo (RC) y suspensión del riego (SR) durante el desarrollo vegetativo, considerando 20-40 y 20-45 días después de la siembra (dds).

²Días después de la siembra (dds)

^{3,4}Promedio ± desviación estándar.

Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

En tres especies de la familia Amaranthaceae (*A. tricolor*, *A. blitum* y *A. cruentus*) se ha obtenido una relación negativa entre el AFE y la eficiencia de uso de agua en condiciones de riego continuo (Liu y Stützel, 2004), lo que indica que el estrés hídrico induce un balance más conservador entre órganos que pierden agua y órganos que la absorben.

Profundidad y biomasa radical

El sistema radical más profundo fue de 16,3 cm en *A. dubius* creciendo en condiciones de RC, el cual difirió del valor determinado para la misma especie en SR (10,7 cm) y de *A. cruentus* tanto en RC como en SR (11,7 y 7 cm, respectivamente), aunque la profundidad del sistema radical no se incrementó en respuesta a SR. Estos resultados difieren de los reportados por Jhonson y Henderson (2002), quienes determinaron que especies de *amaranthus* creciendo a campo responden a condiciones de déficit hídrico incrementando la profundidad de raíces en el suelo, lo cual es atribuido a la capacidad que tienen éstas para explorar en busca del agua disponible en los estratos inferiores del suelo. En el caso de la presente investigación, el contenido de humedad en todo el perfil fue homogéneo, no existiendo necesidad de un crecimiento hacia zonas más profundas en busca del agua disponible, lo cual podría explicar los resultados obtenidos en cuanto a la profundidad de la raíz principal. En el caso de *A. dubius*, por ser considerada una planta con una vascularización que la caracteriza como capaz de extraer agua suficiente para mantener su turgencia y crecimiento

(Liu y Stützel, 2002; Ferrarotto, 2003), posiblemente su raíz principal menos profunda en SR sea eficiente para la extracción de agua.

La biomasa del sistema radical de ambas especies se incrementó en condiciones de RC hasta los 50 dds difiriendo ($P \leq 0,05$) o a los 40 y 45 dds en *A. dubius* y a los 35 y 50 dds en *A. cruentus*. En *A. dubius* a los 40 dds se observó el punto de inflexión de la curva para biomasa del sistema radical tanto en RC, cuando se produjo un incremento exponencial de la misma, como en SR cuando comenzó a disminuir. En *A. cruentus* a los 40 dds no existió diferencia ($P \leq 0,05$) entre la biomasa del sistema radical en RC y SR, sin embargo entre 40 y 45 dds en condiciones de RC se observó un ligero descenso en la biomasa radical que se incrementó nuevamente entre 45 y 50 dds (Figura 1).

En ambas especies la relación PSR/PSV no varió en respuesta al déficit hídrico (Cuadro 2). En este sentido es pertinente señalar que el cociente PSR/PSV puede considerarse como el índice más simple de distribución de biomasa en el sistema radical y en muchos casos, tal como lo señalan Fitter y Hay (1987), se incrementa con la disminución del suministro de agua debido a que generalmente las plantas tienden a incorporar mayor cantidad de recursos en la producción de raíces en aquellos ambientes en los que el crecimiento está limitado por factores del suelo. Sin embargo, otros autores discrepan de lo anterior (Sharp y Davies, 1979; Robertson *et al.*, 1990), indicando que el

Cuadro 2. Variables asociadas a componentes morfológicos del crecimiento en plantas de *A. dubius* y *A. cruentus* bajo dos niveles de suministro de agua.

Especie	Suministro de agua ¹	Tiempo (dds) ²	Variables ³				
			RAF (m ² /g)	RPF (g/g)	AFE (m ² /g)	PSR/PSV (50 dds)	PSR/PST (50 dds)
<i>A. dubius</i>	RC	20-45	0,03 ± 0,03	0,47 ± 0,05	0,07 ± 0,01		
		45-50	0,02 ± 0,00	0,35 ± 0,04	0,06 ± 0,01	0,12	0,11
	SR	20-40	0,03 ± 0,03	0,50 ± 0,05	0,06 ± 0,01		
		45-50	0,01 ± 0,00	0,32 ± 0,05	0,03 ± 0,00	0,13	0,11
<i>A. cruentus</i>	RC	20-45	0,04 ± 0,01	0,60 ± 0,09	0,06 ± 0,01		
		45-50	0,02 ± 0,00	0,43 ± 0,05	0,04 ± 0,01	0,09	0,08
	SR	20-45	0,04 ± 0,01	0,59 ± 0,09	0,06 ± 0,01		
		45-50	0,02 ± 0,00	0,49 ± 0,06	0,03 ± 0,00	0,08	0,07

¹Riego continuo (RC) y suspensión del riego (SR) durante el desarrollo vegetativo (20-45 dds) y el período de marcada reducción de biomasa y área foliar (45-50 dds).

²Días después de la siembra (dds)

³Relación de área foliar (RAF), relación de peso foliar (RPF), área foliar específica (AFE), peso seco del sistema radical/peso seco del vástago (PSR/PSV) y peso seco de la raíz/peso seco total por planta (PSR/PST).

Se presentan valores promedio ± la desviación estándar.

crecimiento de la raíz es menos afectado por el déficit hídrico que el crecimiento del vástago, incrementándose PSR/PSV en dichas condiciones.

A los 50 dds la relación PSR/PSV y el índice de masa radical (PSR/PST) no difirieron en respuesta a los factores bajo estudio. En este sentido, una mayor proporción de biomasa distribuida a nivel del sistema radical podría no ser favorable debido a que esto constituiría un importante sumidero de asimilados, lo cual no es deseable para el crecimiento de las plantas en condiciones favorables.

La relación PSR/PST para cada especie no presentó incrementos debidos al déficit hídrico, observándose que la proporción entre la biomasa que se distribuyó en las raíces y en el vástago se mantuvo similar en condiciones de RC y SR. De este modo, las diferencias en la respuesta al déficit hídrico podrían estar relacionadas con la eficiencia de absorción de agua de estos sistemas radicales o con la estructura anatómica de cada especie. En este sentido, Ferrarotto (2000) estudió el patrón de vascularización de *A. dubius* y *A. cruentus* en la zona de transición raíz-vástago, encontrando que en *A. dubius* los haces conductores observados hacia el centro de la sección duplicaron su tamaño durante la formación de raíces laterales, no ocurriendo así en *A. cruentus*. Del mismo modo, en las secciones transversales de la raíz de *A. dubius*, a diferencia de *A. cruentus*, la división de haces vasculares periféricos y centrales fue mayor.

Estado hídrico de las plantas

Dentro de una misma condición de déficit hídrico (RC y SR), los valores de CRA fueron iguales para ambas especies (Cuadro 3), respuesta similar a la reseñada previamente por Levitt (1972).

A los 25 días después de la suspensión del riego, el contenido de humedad del suelo varió entre 3,4 y 4,9% y el Ψ del suelo entre -0,1 MPa en RC hasta valores inferiores a -0,5 MPa en SR (Cuadro 3). Los valores más negativos de Ψ determinados en las plantas de *A. dubius* y *A. cruentus* a los 50 dds en SR fueron de -4,30 y -3,43 MPa, respectivamente. Estos valores posiblemente se debieron a bajos registros de potencial osmótico a causa de la acumulación de solutos. A este respecto, existen reportes de cultivares de amarantos que se caracterizan por su capacidad para el ajuste osmótico, manteniendo su turgor y producción de materia seca durante períodos de estrés hídrico (Liu y Stützel, 2002). Una de las vías para lograrlo es la acumulación de prolina en las células, tal como lo determinó Ferrarotto (2003), quien indica que *A. dubius* y *A. cruentus* experimentan incrementos en la concentración de este osmolito en respuesta a condiciones de déficit hídrico, manteniendo así un mayor potencial hídrico, en lo que se denomina ajuste osmótico u osmorregulación.

CONCLUSIONES

El estudio comparado de la respuesta de *A. dubius* y *A. cruentus* al déficit hídrico mostró diferencias entre ambas especies. *A. dubius* resultó más afectada por la suspensión del riego a los 25 dds al evidenciar una reducción significativa del área foliar y la biomasa del sistema radical más tempranamente que *A. cruentus*, así como un acortamiento de su ciclo con incrementos en la tasa de asimilación neta como estrategia adaptativa a condiciones de déficit hídrico.

AGRADECIMIENTO

La autora agradece el financiamiento otorgado por el Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la

Cuadro 3. Profundidad de la raíz principal, estado hídrico de las plantas y humedad del suelo en plantas de *A. dubius* y *A. cruentus* bajo dos niveles de suministro de agua.

Especie	Suministro de agua ¹	Profundidad raíz (cm) ³	Suelo ²		Planta ²	
			Humedad (%)	Ψ (-MPa)	CRA (%)	Ψ (-MPa)
<i>A. dubius</i>	RC	16,3 ± 1,53a	25,2 ± 9,30	0 - 0,1	83,7 ± 5,86a	0,8 ± 1,41b
	SR	10,7 ± 0,58b	3,4 ± 0,26	< 0,5	45,7 ± 9,07b	4,3 ± 8,49a
<i>A. cruentus</i>	RC	11,7 ± 0,58b	29,6 ± 10,66	0 - 0,1	86,3 ± 2,89a	0,7 ± 1,73b
	SR	7,0 ± 1b	4,9 ± 0,87	< 0,5	55,7 ± 3,51b	3,4 ± 1,15a

¹Riego continuo (RC) y suspensión del riego (SR) a los 50 dds

²Potencial hídrico (Ψ) y contenido relativo de agua (CRA)

³Promedio ± la desviación estándar

Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

Universidad Central de Venezuela (PI-01-10-4167-1998), así como al Dr. Baltasar Trujillo por sus diligencias ante el Herbario de Bönning (Alemania), y al Dr. B. Barlot del Herbario de Bönning (Alemania) por el suministro de las semillas de *A. cruentus* L.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arellano, M.; G. Albarracín; S. Arce; S. Mucciarelli. 2004. Estudio comparativo de hojas de *Beta vulgaris* con *Amaranthus dubius* Mart ex Thell (con 3 tablas). *Phyton*. 73: 193-197.
- Arnaude, O.; J. Ascencio. 1996. Comparación del crecimiento entre tres especies cultivadas-*Phaseolus vulgaris* L. var. Manaure, *Vigna unguiculata* (L.) Walp var. Tuy y *Lycopersicon esculentum* Mill. var. caribe y dos especies silvestres-*Euphorbia heterophylla* L. y *Amaranthus dubius* Mart. bajo condiciones de deficiencia de fósforo. *Ann. Bot. Agr.* 50: 50-65.
- Benejam, L.D. 2006. Técnicas de control de malezas en potreros. In: Mancilla, L.; R. Tejos; N. Valbuena; C. Zambrano (Eds.). X Seminario de Pastos y Forrajes. Funda Pastos. Universidad de los Llanos Ezequiel Zamora, Barinas. Venezuela. pp. 99-108.
- Carmona, I.W.; G.V. Orsini. 2005. Revisión taxonómica del subgénero *Amaranthus* (*Amaranthus*, *Amaranthaceae*) en Venezuela. Memorias XVI Congreso Venezolano de Botánica. Universidad de Oriente. Maturín, Venezuela. pp. 206-407.
- FAO. 2010. Cultivos andinos. Capítulo IV. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma. Disponible en: <http://www.rlc.fao.org/es/agricultura/produ/cdrom/contenido/libro11/cap4.htm> [Consultado: 10 febrero 2010].
- Ferrarotto, M.S. 2000. Estudio comparativo de características anatómicas y fisiológicas asociadas con la capacidad de extracción de agua en dos especies de *Amaranthus* (*Amaranthaceae*). *Ann. Bot. Agr.* 7: 21-30.
- Ferrarotto, M.S. 2003. Proline accumulation in pigweed plants (*Amaranthus dubius* Mart., and *Amaranthus cruentus* L.) growing under water stress. *Rev. Fac. Agron. (LUZ)*. 20: 453-460.
- Fitter, A.H.; R.K.M. Hay. 1987. *Environmental Physiology of Plants*. Academic Press. New York, EUA. 423 p.
- Garnier, E. 1991. Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants. *Tree* 6: 126-131.
- Hsiao, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24: 519-570.
- Hsiao, T.C.; E. Acevedo. 1974. Plant responses to water deficits, water use efficiency and drought resistance. *Agric. Meteor.* 14: 59-84.
- Hunt, R.; D.R. Causton; B. Shipley; A.P. Askew. 2002. A modern tool for classical plant growth analysis. *Ann. Bot.* 90: 485-488.
- Johnson, B.L.; T.L. Henderson. 2002. Water use patterns of grain Amaranth in the northern great plains. *Agron. J.* 94: 1437-1443.
- Levitt, J. 1972. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Academic Press. New York, EUA. 697 p.
- Liu, F.; H. Stützel. 2002. Leaf water relations of vegetative amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to soil drying. *Europ. J. Agron.* 16: 137-150.
- Liu, F.; H. Stützel. 2004. Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to drought stress. *Europ. J. Agron.* 102: 15-27.
- Martínez, M.C.; P. Alfonso. 2003. Especies de malezas más importantes en siembras hortícolas del Valle de Quíbor, estado Lara, Venezuela. *Bioagro* 14: 91-96.
- Putnam, D.H. 1990. Agronomic practices for grain amaranth. 4th Proceeding of National Amaranth Symposium. Minnesota Extension Services, University of Minnesota, St. Paul. EUA. pp. 23-25.
- Robertson, J.M.; K.T. Hubick; E.C. Yeung; D.M. Reid. 1990. Developmental responses of drought and abscisic acid in sunflower roots. *J. Exp. Bot.* 41: 325-337.
- Scholander, P.F.; H.T. Hammel; E.D. Bradstreet; E.A. Hemmingsen. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339-346.
- Sharp, R.E.; W.J. Davies. 1979. Solute regulation and growth by roots and shoots of water stressed maize plants. *Planta* 147:43-49.
- Slatyer, R.O. 1967. *Plant-Water Relationships*. Academic Press Inc. London. UK. 366 p.
- Statistix. 1985. *Analytical Software. Versión 7,0*. Tallahassee, EUA. Disponible en: <http://statistix.software.informer.com/> [Consulta: 10 enero 2010].
- Turner, N. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant Soil* 58: 339-366.