



# **UNIVERSIDAD DE CHILE**

**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS  
ESCUELA DE PREGRADO**

**MEMORIA DE TÍTULO**

**ESTUDIO DE LAS RELACIONES HÍDRICAS FOLIARES DE AMARANTO  
(*Amaranthus cruentus* L.) BAJO RIEGO DEFICITARIO EN ALHUÉ Y  
LONGOTOMA**

**JUAN FELIPE JARA GAJARDO**

**Santiago, Chile  
2022**



# UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS  
ESCUELA DE PREGRADO

MEMORIA DE TÍTULO

ESTUDIO DE LAS RELACIONES HÍDRICAS FOLIARES DE AMARANTO  
(*Amaranthus cruentus* L.) BAJO RIEGO DEFICITARIO EN ALHUÉ Y  
LONGOTOMA

LEAF WATER RELATIONS OF AMARANTH (*Amaranthus cruentus* L.) UNDER  
DEFICIT IRRIGATION IN ALHUÉ AND LONGOTOMA

JUAN FELIPE JARA GAJARDO

Santiago, Chile  
2022



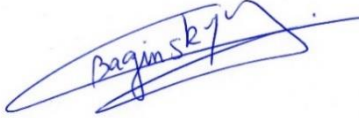



**UNIVERSIDAD DE CHILE  
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS  
ESCUELA DE PREGRADO**

**Memoria de Título**

**ESTUDIO DE LAS RELACIONES HÍDRICAS FOLIARES DE AMARANTO  
(*Amaranthus cruentus* L.) BAJO RIEGO DEFICITARIO EN ALHUÉ Y  
LONGOTOMA**

Memoria para optar al título Profesional de Ingeniero Agrónomo

**JUAN FELIPE JARA GAJARDO**

	<b>Calificaciones</b>
<b>PROFESORES GUÍAS</b>	
Sra. Cecilia Baginsky G. Ingeniera Agrónoma, Mg. Sc. Dra	 7,0
Sr. Marco Garrido S. Ingeniero Agrónomo, Mg. Sc. Dr.	 7,0
<b>PROFESORES EVALUADORES</b>	
Sr. Andrés Muñoz-Sáez Ingeniero Agrónomo, MSc. PhD.	 7,0
Sra. M.Loreto Prat D. Ingeniera Agrónoma, Mg. Sc. Dra	 7,0

**Santiago, CHILE  
2022**

## ÍNDICE

RESUMEN.....	1
“SUMMARY” .....	2
INTRODUCCIÓN .....	3
Hipótesis .....	5
Objetivo general .....	5
Objetivos específicos.....	5
MATERIALES Y MÉTODOS .....	6
Lugar de estudio .....	6
Materiales .....	6
Métodos .....	7
Tratamientos y Diseño Experimental .....	7
Mediciones y estimaciones .....	8
Análisis estadístico .....	10
RESULTADOS.....	11
Desarrollo del cultivo, variables climáticas y contenido de agua en el suelo .....	11
Fracción de cobertura del cultivo .....	12
Área foliar específica (AFE) .....	14
Rasgos derivados de curvas de presión volumen .....	17
Crecimiento del cultivo .....	23
Rendimiento, índice de cosecha y componentes del rendimiento.....	26
Análisis de componentes principales .....	27
DISCUSIÓN .....	29
CONCLUSIONES .....	32
BIBLIOGRAFÍA .....	33
APÉNDICES.....	40

## RESUMEN

El amaranto es un cultivo descrito como tolerante al déficit hídrico, por lo que puede ser considerado como una alternativa para zonas de sequía. Para seleccionar los genotipos mejor adaptados al déficit hídrico es necesario conocer los mecanismos de resistencia al déficit hídrico. Con ese objetivo, se compararon los genotipos de amaranto CB-01 y Amaranteca, de diferente lugar de selección (Chile y México, respectivamente), en condiciones de campo bajo tres niveles de riego (0%, 50% y 100% de la restitución de la evapotranspiración del cultivo), aplicados desde la etapa de inicio de emisión de panoja, en dos localidades de la zona central de Chile (Longotoma y Alhué). Se midió el potencial osmótico a turgor máximo ( $\Psi_{OTM}$ ), el módulo de la elasticidad de la pared ( $\epsilon$ ) y el potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{PPT}$ ) a partir de la construcción de curvas de presión-volumen. Además, se evaluó el área foliar específica (AFE), la biomasa y el rendimiento de granos. Bajo déficit hídrico, hubo una disminución en el rendimiento de granos y no existieron diferencias entre los genotipos para esta variable. Los genotipos en estudio presentaron ajuste en las relaciones hídricas frente a déficit hídrico: hubo una disminución de  $\Psi_{OTM}$  y  $\Psi_{PPT}$ , y un aumento en  $\epsilon$ . Por su parte, no hubo diferencias en AFE entre los niveles de riego. El genotipo CB-01 tuvo un mayor índice de cosecha, un menor  $\Psi_{PPT}$ , un menor  $\Psi_{OTM}$  y una mayor reducción en la biomasa de tallos que Amaranteca, sin embargo, estas diferencias no produjeron un mayor rendimiento de granos. En conclusión, el amaranto presenta plasticidad frente al déficit hídrico y variabilidad fenotípica en las relaciones hídricas analizadas frente a déficit hídrico, sin embargo, bajo las condiciones experimentales no es posible determinar diferencias con respecto a la tolerancia entre los genotipos.

Palabras claves: Déficit hídrico, ajuste osmótico, módulo de elasticidad, rendimiento

## “SUMMARY”

Amaranth is an underutilized crop that has been described as tolerant to water deficit and can be an alternative to face escalating drought. The knowledge about mechanisms of tolerance to water deficit it is relevant to select the best adapted cultivars. The field performance of two genotypes (CB-01 and Amaranteca) from different breeding location (Chile and Mexico, respectively) was evaluated on Alhué and Longotoma. Three water treatments were imposed (100%, 50% and 0% of the crop evapotranspiration) at beginning of panicle emergence. Osmotic potential at full turgor ( $\Psi_{OTM}$ ), elasticity modulus ( $\epsilon$ ) and water potential at turgor loss point ( $\Psi_{PPT}$ ) were estimated using pressure volume curves. Also, specific leaf area, biomass and grain yield were analyzed. Water deficit reduced grain yield and no differences between genotypes were found. Analyzed genotypes showed water relations adjustment:  $\Psi_{OTM}$  and  $\Psi_{PPT}$  decreased, and  $\epsilon$  increased due to water deficit. CB-01 showed greater harvest index, more negative  $\Psi_{PPT}$  and  $\Psi_{OTM}$ , and a higher stem biomass reduction. However, these differences did not produce a greater grain yield. In conclusion, amaranth has plasticity under water deficit, but it is not possible determine if these differences between genotypes implies a differential tolerance to water deficit.

Key words: Water deficit, osmotic adjustment, elasticity modulus, grain yield

## INTRODUCCIÓN

El mundo enfrenta un complejo escenario de cambio climático, proyectándose una disminución de las precipitaciones, así como un aumento de la evapotranspiración, instalándose un clima amenazante para la producción agrícola y la seguridad alimentaria (Santibañez, 2017; Ponce *et al.*, 2014). El déficit hídrico afecta a las plantas impactando sobre su crecimiento y desarrollo, generando órganos más pequeños y dificultando la producción de flores y el llenado de granos (Farooq *et al.*, 2009). Bajo este escenario, una de las alternativas para que la agricultura se adapte al cambio climático es el cultivo de especies y/o genotipos más tolerantes al déficit hídrico (Howden *et al.* 2007). Las especies tolerantes a este déficit hídrico son de gran relevancia, ya que mantienen un cierto nivel de actividad fisiológica en estas condiciones lo que incide positivamente en la producción (Fang y Xiong, 2015). En esa línea, el amaranto (*Amaranthus* spp.) es un cultivo C4 producido a muy baja escala en Chile, que ha sido considerado como una opción para regiones semi-áridas y terrenos de baja productividad, debido a su plasticidad fenotípica frente al déficit hídrico. Además, la calidad nutricional de su grano destaca por un perfil de aminoácidos muy completo así como por su alto contenido de vitaminas y minerales (Omami y Hammes, 2006; D'Amico y Schoenlechner, 2017).

La tolerancia al déficit hídrico puede ser evaluada analizando ciertos rasgos fisiológicos asociados con ella (Mohammadi y Golkari, 2021). Una técnica para evaluar estos rasgos es la construcción de curvas de presión – volumen, que relacionan el contenido relativo de agua (CRA) y el potencial hídrico de la hoja (Mart *et al.*, 2016). Frente a déficit hídrico, el CRA y el potencial de presión disminuyen, y el potencial hídrico de la hoja se hace más negativo (Farooq *et al.*, 2009). Cuando el potencial de presión llega a cero, se alcanza el punto de pérdida de turgor y el potencial hídrico es equivalente al potencial osmótico (Bartlett *et al.*, 2012). En base a las curvas de presión - volumen es posible determinar el ajuste osmótico (AO), el módulo de elasticidad de la pared ( $\epsilon$ ) y el potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{PPT}$ ), y en condiciones de déficit hídrico, estos rasgos muestran una coordinación entre ellos (Bartlett *et al.*, 2012). En estudios previos en amaranto bajo déficit hídrico se ha evaluado el AO, sin embargo, no se le ha prestado atención al comportamiento de  $\epsilon$  y  $\Psi_{PPT}$  (Liu y Stützel, 2002a; Omami y Hammes, 2006).

La mantención del turgor celular es crucial para la tolerancia al déficit hídrico, ya que está estrechamente vinculado en procesos como la expansión celular y la fotosíntesis (Lenz *et al.*, 2006). Bajo déficit hídrico, se ha observado una disminución de  $\Psi_{PPT}$  como una respuesta de aclimatación, lo que permite mantener el turgor celular a potenciales de suelo más negativos (Blackman, 2018; Farrell *et al.*, 2017; Maréchaux *et al.*, 2015).  $\Psi_{PPT}$  es un rasgo integrador de las variables obtenidas a partir de las curvas de presión – volumen y puede servir como un indicador de tolerancia al déficit hídrico (Bartlett *et al.*, 2014; Mart *et al.*, 2016).

El ajuste osmótico consiste en la disminución del potencial osmótico mediante la acumulación de osmolitos y es la principal causa de la disminución de  $\Psi_{\text{PPT}}$  frente a déficit hídrico (Zivcak *et al.*, 2016; Hossain *et al.*, 2016). En amaranto se ha observado que en condiciones de déficit hídrico, los genotipos que presentan un mayor ajuste osmótico son los que reducen en menor medida su crecimiento (Sarker y Oba, 2018; Liu y Stützel 2002a).

Por su parte,  $\varepsilon$  relaciona las variaciones en el potencial de presión y CRA, y puede presentar plasticidad frente al déficit hídrico (Mitchell *et al.*, 2008). En estudios previos, se ha observado bajo estas condiciones un aumento en  $\varepsilon$ , lo que permitiría la mantención de CRA en el punto de pérdida de turgor (Bartlett *et al.*, 2012). Niinemets (2001) señala que el aumento en  $\varepsilon$  bajo déficit hídrico resulta de la disminución en el tamaño de las células del mesófilo y del engrosamiento de las paredes celulares. Estos cambios en la estructura foliar repercuten también sobre la densidad foliar, variable que se encuentra estrechamente vinculada con el área foliar específica (AFE), que expresa la relación entre el área y la materia seca de la hoja (Nardini, 2022). Al igual que  $\varepsilon$ , el AFE da cuenta del comportamiento de la planta bajo déficit hídrico y puede presentar plasticidad frente a estas condiciones, observándose una caída en el AFE de plantas de amaranto sometidas a déficit hídrico, lo que permitiría disminuir el área sometida a transpiración (Liu y Stützel, 2004; Geraci *et al.*, 2019).

El amaranto presenta variabilidad genotípica en la respuesta al déficit hídrico (Jamalluddin *et al.*, 2021). En este trabajo, se comparan algunos mecanismos fisiológicos de respuesta al déficit hídrico de dos genotipos de amaranto (*Amaranthus cruentus* L.): CB-01 y Amaranteca. Los lugares de selección de CB-01 y Amaranteca fueron Chile y México, respectivamente. En estudios previos en trigo (*Triticum durum* L.) y mijo perla (*Pennisetum glaucum* L.) se ha observado que los genotipos adaptados a ambientes específicos logran en dichos ambientes una mayor tolerancia al déficit hídrico y un mayor rendimiento, lo que se asocia con la presencia de ciertos rasgos adaptativos (Yadav, 2008; Annicchiarico y Pecetti, 1995). Debido a ello, se espera que CB-01 logre un mayor rendimiento que Amaranteca bajo las condiciones de la zona central de Chile.



### **Hipótesis**

Bajo riego deficitario el genotipo CB-01, seleccionado bajo las condiciones de la zona central de Chile, tendrá un mayor grado de tolerancia y rendimiento que el genotipo Amaranteca.

### **Objetivo general**

Determinar y comparar la tolerancia al déficit hídrico de dos genotipos de amaranto de grano (Amaranteca y CB-01).

### **Objetivos específicos**

- Evaluar el efecto del déficit hídrico sobre el ajuste osmótico, el módulo de elasticidad de la pared y el potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor, mediante la construcción de curvas de presión – volumen y su posterior análisis estadístico.
- Determinar y comparar el comportamiento del área foliar específica de los genotipos bajo riego deficitario.
- Cuantificar y comparar el rendimiento de ambos genotipos en situaciones de riego deficitario.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Lugar de estudio

El estudio se realizó en dos localidades (Longotoma y Alhué) con el objetivo de evaluar la respuesta del amaranto en dos ambientes contrastantes. La localidad de Longotoma se emplaza en la comuna de La Ligua (Región de Valparaíso), y tiene una temperatura media anual de 14,6° C y una precipitación media al año de 232 mm (Dirección General de Aguas [DGA], 2022). A partir de la calicata realizada en el predio, se determinó que el suelo en esta localidad presenta una clase textural franco arcillosa hasta los 29 cm de profundidad, además de gravas finas, medias y gruesas con una abundancia menor al 5%; bajo los 29 cm tiene clase textural arcillosa.

Por su parte, la comuna de Alhué se encuentra en la Región Metropolitana y presenta un clima templado cálido con lluvias invernales, alcanzando una temperatura media de 20 °C en primavera y verano, mientras que en otoño e invierno de 17 °C. La precipitación media anual obtiene un valor de 405 mm, con un periodo seco de 8 meses (Centro de Información de Recursos Naturales [CIREN], 2016; DGA, 2022). En base a la calicata realizada en el predio, se determinó que el suelo en esta localidad presenta hasta los 36 cm de profundidad clase textural franco arenosa, mientras que bajo los 36 cm tiene clase textural arenosa y ausencia de estructura (grano simple). Además, es un suelo de permeabilidad rápida y sin restricciones para el arraigamiento.

Las curvas presión - volumen, análisis morfológicos y medición de rendimiento y componentes de rendimiento se realizaron en el Laboratorio de Leguminosas de Granos y Cultivos Ancestrales de la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile.

### Materiales

Se utilizaron semillas de *Amaranthus cruentus* L. de los genotipos Amaranteca (AMT) y CB-01. Las semillas de CB-01 corresponden a un genotipo chileno, obtenido por selección masal en la Fac. Cs. Agronómicas de la U de Chile, mientras que las semillas del genotipo Amaranteca son de procedencia de México del INIFAP (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias).

## Métodos

### Tratamientos y Diseño Experimental

El ensayo evaluó el factor genotipo con dos niveles (AMT y CB-01) y el factor riego, que contó con tres niveles aplicados desde la etapa de inicio de emisión de panoja: 100%, 50% y 0% de la restitución de la evapotranspiración del cultivo (ETc), considerando como referencia el cultivo con una reposición del 100% de la ETc. Cada nivel de riego correspondió a un sitio diferente, es decir, los factores no estuvieron cruzados. Por tanto, cada sitio contó con dos genotipos distribuidos bajo un diseño completamente aleatorizado con cuatro repeticiones. La unidad experimental quedó definida como una parcela de 10 m de largo y 3,5 m de ancho, salvo las parcelas de los extremos que tuvieron un ancho de 4,2 m (Apéndice I).

La aplicación de cada nivel de riego (100%, 50% y 0% de la restitución de la evapotranspiración del cultivo), inició cuando las plantas se encontraban en el estado de desarrollo de inicio de emisión de panoja (panojas con un tamaño de 1 cm).

Con el objetivo de lograr una buena cama de raíces, la preparación de suelo comenzó con el paso de un arado de cincel y posteriormente se hizo un rastraje para emparejar y mullir el suelo, afinando la cama de semillas a través de un motocultor manual. La siembra se realizó el 06 de enero de 2021 en Longotoma, mientras que en Alhué el cultivo se sembró el 30 de diciembre de 2020. La siembra fue manual y a chorro continuo a una profundidad de 0,5 cm. La dosis de semilla fue de 4 kg ha<sup>-1</sup>, estableciéndose el cultivo a 70 cm entre hileras (5 hileras por unidad experimental). Tras la emergencia, entre el estado de cuarta a quinta hoja verdadera se realizó un raleo dejando una planta cada 10 cm sobre la hilera. El control de malezas se realizó de manera manual, eliminando las malezas desde el momento del raleo en adelante.

En cuanto a la fertilización, se realizó un análisis de suelo para estimar la oferta de nutrientes, mientras que los requerimientos del cultivo fueron estimados en función de un rendimiento esperado de 2.500 kg ha<sup>-1</sup>. En Longotoma, se aplicaron 33 kg ha<sup>-1</sup> de urea, 133 kg ha<sup>-1</sup> de superfosfato triple y 129 kg ha<sup>-1</sup> de nitrato de potasio, mientras que en Alhué se utilizaron 18 kg ha<sup>-1</sup> de urea, 68 kg ha<sup>-1</sup> de superfosfato triple y 40 kg ha<sup>-1</sup> de nitrato de potasio.

El riego se realizó mediante goteo, con una cinta por hilera con emisores ubicados a 30 cm y un caudal de emisor de 2 L h<sup>-1</sup>. El sistema de riego contó con un programador automático para la activación del riego en cada ensayo. El requerimiento hídrico del cultivo con un nivel de riego del 100% fue estimado a través de la siguiente ecuación:

$$ETc = ET_o \times Kc$$

Donde  $ET_c$  es la evapotranspiración del cultivo,  $ET_o$  es la evapotranspiración de referencia y  $K_c$  es el coeficiente del cultivo. La evapotranspiración de referencia fue obtenida desde las estaciones meteorológicas El Asiento (Alhué) y Quilimarí (Longotoma), mientras que el coeficiente de cultivo se asumió equivalente a la fracción de cobertura del suelo del cultivo bajo el nivel de riego 100%. En Longotoma, se determinó en los primeros 30 cm de suelo, el contenido volumétrico de agua a punto de marchitez permanente (PMP) y a capacidad de campo (CC) en  $0,13 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$  y  $0,28 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ , respectivamente. Por su parte, en Alhué en los primeros 30 cm el contenido volumétrico a PMP y CC fue de  $0,09 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$  y  $0,23 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ , respectivamente. Asimismo, la humedad aprovechable ( $H_a$ ) fue de 36 y 39 mm para Longotoma y Alhué, respectivamente. La frecuencia de riego fue determinada en base a una profundidad efectiva de 30 cm y un umbral de riego de 40% y 20% de  $H_a$  para Longotoma y Alhué, respectivamente. En relación con el tiempo de riego, para el nivel de riego 50% se utilizó la mitad del tiempo que para el nivel 100%, mientras que para el nivel 0% se dejó de regar. Por otro lado, en ambas localidades el contenido volumétrico de agua en el suelo fue monitoreado continuamente por sensores TEROS 10 (uno por cada nivel de riego) a una profundidad de 20 cm conectados a un datalogger ZL6.

## **Mediciones y estimaciones**

**Fracción de cobertura del cultivo.** Con una frecuencia de 15 días se tomó una fotografía desde la parte superior de cada unidad experimental, la que fue procesada en primera instancia a través de la aplicación móvil Canopeo (Patrignani y Ochsner, 2015). Cuando las hojas de las plantas sometidas a riego deficitario entraron en senescencia o las panojas de las plantas comenzaron a presentar tonalidades rojizas, se utilizó el software ImageJ, debido a que permite considerar para la fracción de cobertura una mayor gama de colores, a diferencia de la aplicación Canopeo que solo tiene en cuenta el color verde.

**Rasgos derivados de curvas presión volumen.** En las etapas de emisión de panoja, plena floración y 20 días después de plena floración (llenado de granos), y durante la mañana se tomó una muestra de dos hojas de la parte superior del dosel por unidad experimental. Las hojas debían estar completamente expandidas y expuestas a radiación. Las muestras fueron puestas en recipientes con agua destilada y llevadas rápidamente a laboratorio para dejarlas hidratar hasta el día siguiente en un lugar fresco y en oscuridad. Al día siguiente, cada hoja fue pesada para determinar su peso a saturación ( $P_{sat}$ ) y, posteriormente, se midió el potencial hídrico de la hoja ( $\Psi$ ) con una cámara de presión de forma reiterada. Las hojas se dejaron deshidratar sobre mesón, y por cada medición de  $\Psi$ , se determinó el peso de la hoja ( $P_i$ ). En total, se alcanzaron ocho mediciones de peso y  $\Psi$  por cada hoja. Finalmente, las hojas se secaron en una estufa a 60° C para obtener el peso seco ( $P_s$ ) con el objetivo de estimar el contenido relativo de agua (CRA) a través de la siguiente ecuación:

$$CRA = \frac{P_i - P_s}{P_{sat} - P_s}$$

Para la construcción de las curvas de presión – volumen, se graficó la relación entre  $(-1/\Psi)$  y  $(1 - CRA)$ , siguiendo el procedimiento descrito por Tyree y Hammel (1972). De estas curvas fue posible cuantificar el potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{PPT}$ ) y el potencial osmótico a turgor máximo ( $\Psi_{OTM}$ ). En contenidos relativos de agua menores al del punto de pérdida de turgor, el potencial de presión ( $\Psi_p$ ) es igual a cero y la curva se transforma en una recta que representa exclusivamente al potencial osmótico ( $\Psi_o$ ). Mediante la extrapolación de esta recta al punto de turgor máximo, fue posible determinar el potencial osmótico a turgor máximo ( $\Psi_{OTM}$ ). El ajuste osmótico (AO) se calculó como la diferencia de  $\Psi_{OTM}$  entre las plantas con y sin déficit hídrico.

Además, se cuantificó el módulo de la elasticidad ( $\epsilon$ ) de la pared entre el punto de turgor máximo y el punto de pérdida de turgor a través de la siguiente ecuación:

$$\epsilon = \frac{\Delta\psi p}{\Delta CRA}$$

**Biomasa del cultivo, rendimiento y componentes del rendimiento.** En los estados de desarrollo de emisión de panoja, plena floración y 20 días después de plena floración se muestrearon 0,5 m lineales de plantas por unidad experimental y la materia seca medida fue expresada por unidad de superficie. Cuando el cultivo llegó a madurez fisiológica, se muestrearon entre 3,15 y 4,2 m<sup>2</sup> por unidad experimental, y se midió la materia seca total y la materia seca de granos. Para ello las plantas fueron secadas en estufa con aire forzado a 70°C hasta peso constante.

Para medir el rendimiento, las panojas fueron trilladas. Los granos fueron limpiados mediante viento para su posterior pesaje. Además, se pesaron 1.000 granos por unidad experimental,

con el fin de determinar el peso por grano y a partir del rendimiento estimar el número de granos  $\text{m}^{-2}$  de suelo.

**Índice de cosecha (IC).** El índice de cosecha se calculó mediante los datos de rendimiento y biomasa a través de la siguiente ecuación:

$$IC = \frac{\text{Rendimiento de granos}}{\text{Biomasa aérea total}}$$

**Área foliar específica (AFE;  $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$ ).** Se tomó una submuestra por unidad experimental del 20% de las hojas de las plantas que fueron extraídas para medir biomasa. Se midió el área de las hojas ( $A_f$ ) a través de escaneo y análisis de imágenes con el software ImageJ (Cosmulescu *et al.*, 2020). Luego, las muestras fueron puestas en estufa a  $70^\circ\text{C}$  hasta peso constante, para luego medir su peso seco ( $P_s$ ). Finalmente, el área foliar específica fue estimada con la siguiente ecuación:

$$AFE = \frac{A_f}{P_s}$$

### Análisis estadístico

Todo el análisis estadístico fue realizado mediante el software estadístico Infostat (Di Rienzo, *et al.* 2020). La normalidad de los datos fue testeada. Las variables fracción de cobertura del suelo,  $\Psi_{\text{OTM}}$ ,  $\Psi_{\text{PPT}}$ ,  $\varepsilon$ , biomasa y AFE fueron analizadas con modelos lineales generales y mixtos con los factores riego, genotipo, tiempo y sus interacciones como efectos fijos. La estructura de correlación entre mediciones repetidas en el tiempo fue modelada con un modelo autorregresivo de orden 1 y se trabajó con el modelo heterocedástico *varIdent*. Por su parte, para el análisis de las variables biomasa aérea final, rendimiento de granos, IC, peso de 1000 granos, número de granos y largo de panojas, se utilizó un un modelo de ANAVA para un diseño factorial con las repeticiones anidadas dentro del factor nivel de agua de riego (sitio), ya que las repeticiones dentro de cada nivel de agua de riego (sitio) son diferentes a las repeticiones dentro de otro nivel de riego (sitio) (Balzarini *et al.*, 2005). En el caso de encontrar interacción entre los niveles de los factores evaluados, el análisis se realizó comparando los niveles de un factor dentro de cada nivel del otro factor y viceversa. Por el contrario, de no haber interacción se procedió a evaluar cada factor de manera independiente. Al existir diferencias estadísticamente significativas entre las medias, se realizó la prueba de LSD de Fisher con un nivel de significancia del 0,05.

## RESULTADOS

### Desarrollo del cultivo, variables climáticas y contenido de agua en el suelo

El cultivo fue sembrado el 06 de enero de 2021 en Longotoma y la cosecha fue realizada a los 112 DDS (Cuadro 1). En tanto, en Alhué la siembra ocurrió el 30 de diciembre de 2020 y se cosechó a los 104 DDS.

Cuadro 1. Días desde siembra requeridos para alcanzar diferentes etapas fenológicas en el cultivo de amaranto en Longotoma y en Alhué.

Localidad	Etapas del Cultivo				Cosecha
	Siembra	Inicio Emisión de Panoja	Floración (DDS)	Inicio llenado de granos	
Longotoma	06-01-2021	49	69	90	112
Alhué	30-12-2020	52	71	87	104

DDS: días desde de siembra.

En Longotoma, la temperatura diaria promedio por mes rondó entre 14,2 y 17 °C, siendo febrero y abril los meses con mayor y menor temperatura, respectivamente (Cuadro 2). En tanto, la evapotranspiración de referencia promedio para cada mes varió entre 2,2 y 4,6 mm día<sup>-1</sup> y su valor más alto se alcanzó en enero. Por su parte, en Alhué la temperatura diaria promedio por mes varió entre 15,7 y 19,6 °C, siendo enero y abril los meses con la mayor y menor temperatura, respectivamente. La evapotranspiración de referencia promedio para cada mes estuvo en torno a 2,3 y 4,9 mm día<sup>-1</sup> y su valor más alto se dio en el mes de enero.

Cuadro 2. Temperatura diaria promedio (°C) y ETo diaria promedio (mm) por mes, en Longotoma y en Alhué, durante el periodo experimental.

Mes	Temperatura promedio del aire (°C)		ETo diaria promedio (mm)	
	Longotoma	Alhué	Longotoma	Alhué
Enero	16,9	19,6	4,6	4,9
Febrero	17,0	18,9	3,8	3,8
Marzo	16,5	17,8	3,3	3,2
Abril	14,2	15,7	2,2	2,3

El riego diferenciado se inició a los 51 DDS en Longotoma, tras haber alcanzado el cultivo el estado de inicio de emisión de panoja. En general se observó un contenido volumétrico de agua en el suelo proporcional al nivel de riego (Figura 1). Además, las unidades experimentales del nivel de riego 0% pese a no contar con suministro hídrico desde los 51 DDS, no alcanzaron el punto de marchitez permanente. En tanto, en Alhué el riego diferenciado comenzó a los 56 DDS, sin embargo, no fue posible extraer los datos de los sensores acerca del contenido de agua en el suelo.

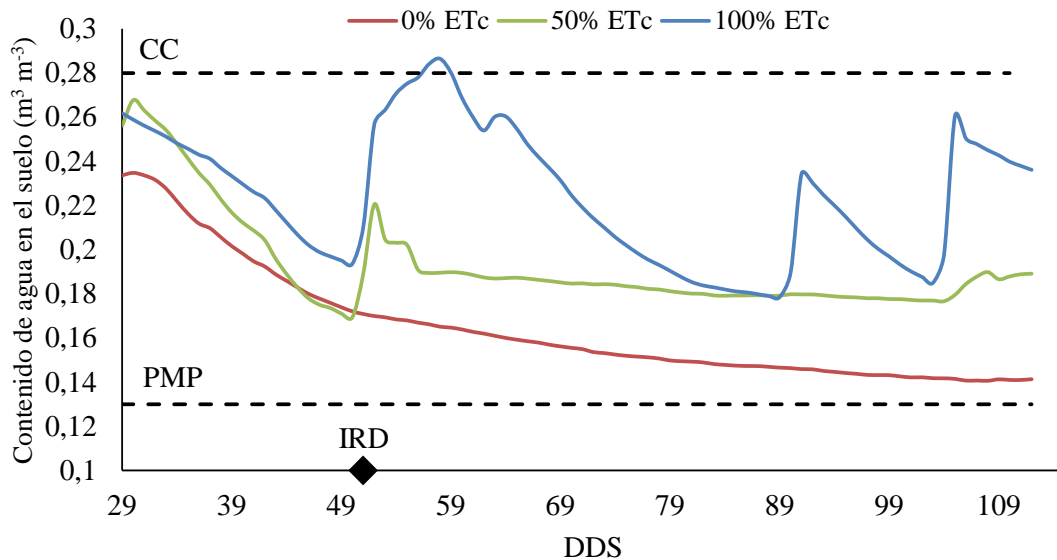


Figura 1. Evolución del contenido de agua volumétrico en el suelo ( $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$ ) a una profundidad de 20 cm para el cultivo sometido a tres niveles de riego (0%, 50% y 100% de la  $\text{ETc}$ ), durante el periodo experimental en Longotoma. Líneas punteadas representan: CC, capacidad de campo y PMP, punto de marchitez permanente. DDS: días desde siembra. IRD: Inicio del riego diferenciado a los 51 DDS.

### Fracción de cobertura del cultivo

En Longotoma, se realizaron dos mediciones (90 y 104 DDS) y se encontró efecto de la interacción de riego x genotipo y un efecto independiente del factor tiempo ( $p < 0,05$ ). Para el genotipo CB-01, el riego 100% generó una mayor cobertura que los riegos 50% y 0%, no existiendo diferencias entre estos últimos (Cuadro 3). En el genotipo AMT, el riego 0% obtuvo una menor fracción de cobertura que los riego 50% y 100%, no habiendo diferencias entre estos dos niveles. Por otro lado, bajo el nivel de riego 100% el genotipo AMT presentó en promedio una mayor cobertura que CB-01.



Cuadro 3. Efecto de la interacción de los factores riego y genotipo sobre la fracción de cobertura del suelo (%) en plantas de amaranto en Longotoma.

Riego (ETc)	Genotipo	Fracción de cobertura del suelo (%)
0%	AMT	33,5 d
	CB-01	45,6 cd
50%	AMT	55,1 bc
	CB-01	59,7 bc
100%	AMT	80,0 a
	CB-01	67,3 bc

Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas según prueba LSD Fisher ( $p < 0,05$ ;  $n = 8$ ).

En Alhué, se tomaron seis mediciones (48, 56, 63, 78, 92 y 104 DDS) y se encontró efecto de la interacción de riego x genotipo x tiempo ( $p < 0,05$ ). Al momento de iniciarse los tratamientos de riego (56 DDS), no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos (Figura 2). Tras comenzar el riego diferenciado, las plantas sometidas a los riegos 100% y 50% aumentaron su fracción de cobertura. En contraste, el nivel de riego 0% disminuyó su fracción de cobertura. Tras alcanzar los valores máximos de cobertura entre los 63 y 78 DDS, las plantas bajo riego 100% y 50% disminuyeron su cobertura llegando a su valor más bajo a los 104 DDS.

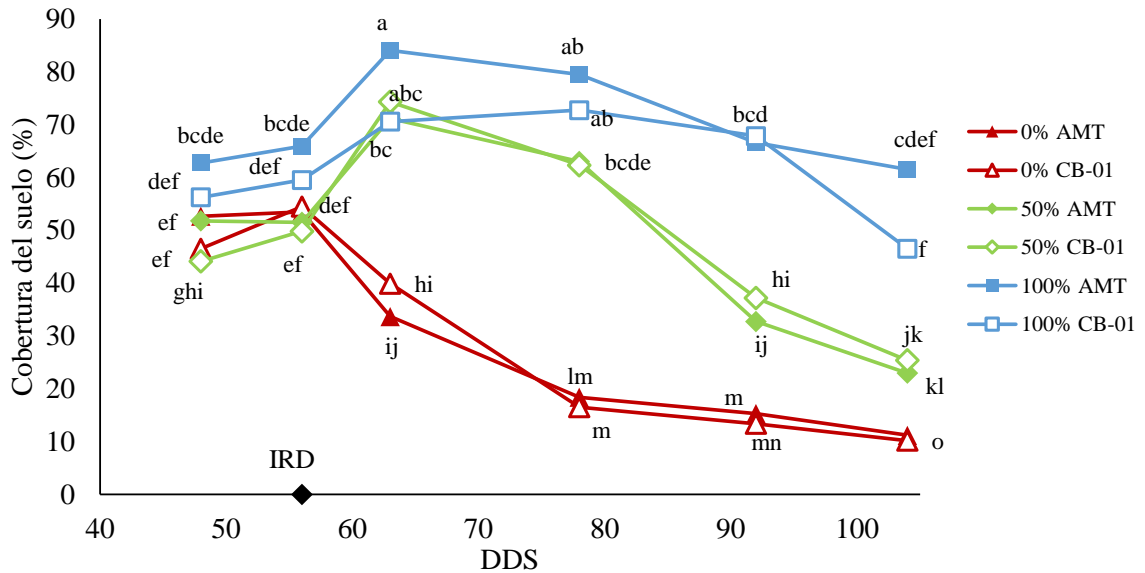


Figura 2. Evolución en el tiempo de la fracción de cobertura (%) de dos genotipos de amaranto (AMT y CB-01) en Alhué, sometidos a tres niveles de riego (0%, 50% y 100% de la ETc.) Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según prueba LSD Fisher ( $p < 0,05$ ;  $n = 4$ ) por efecto de la interacción riego x genotipo x tiempo. DDS: Días desde siembra. IRD: Inicio del riego diferenciado (56 DDS).

### Área foliar específica (AFE)

En Longotoma, se realizaron muestreos para determinar área foliar específica a los 51, 69 y 90 DDS, y hubo efecto de la interacción riego x genotipo x tiempo ( $p < 0,05$ ). Antes de iniciarse los tratamientos de riego no hubo diferencias significativas entre los niveles de riego (Figura 3). Luego, entre los 51 y 69 DDS el AFE cayó significativamente y tras ello se mantuvo relativamente constante hasta el final del periodo experimental. En relación con los genotipos, CB-01 obtuvo un mayor AFE en comparación a Amaranteca a los 69 DDS bajo riego del 100% y a los 90 DDS bajo riego del 50%.

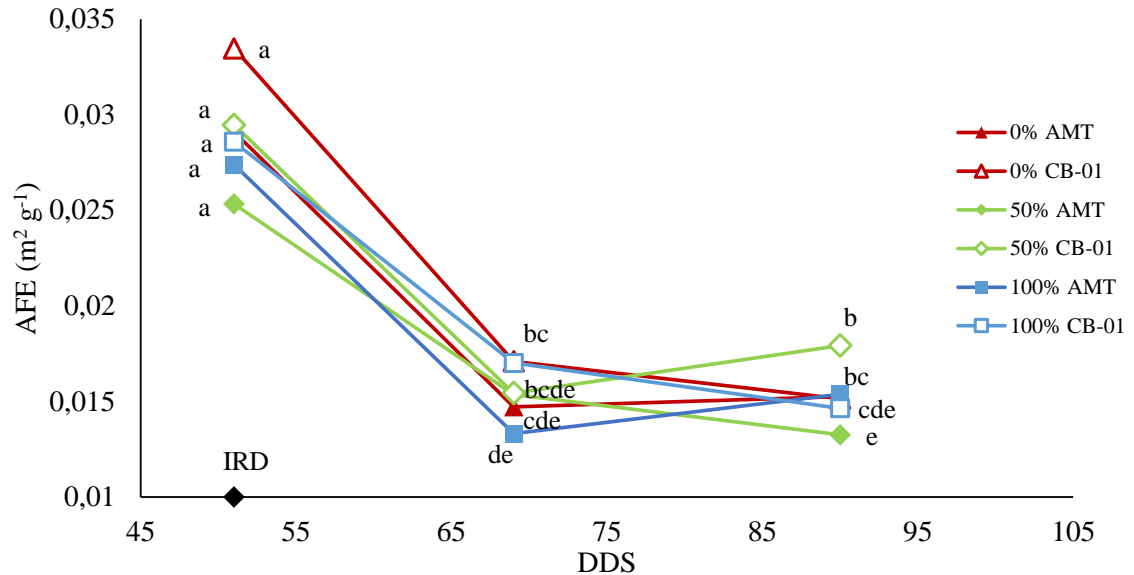


Figura 3. Evolución del área foliar específica (AFE;  $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$ ) de dos genotipos de amaranto (AMT y CB-01) bajo tres niveles de riego (0%, 50% y 100% de la ETc) en Longotoma. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según prueba LSD Fisher ( $p < 0,05$ ;  $n = 4$ ) por efecto de la interacción riego x genotipo x tiempo. DDS: días desde siembra. IRD: inicio del riego diferenciado (51 DDS).

En Alhué, los muestreos se llevaron a cabo a los 48, 71, 91 y 104 DDS. Sin embargo, a los 91 y 104 DDS no se realizaron muestreos de las plantas sin riego, debido al avanzado estado de senescencia de las hojas. Por ello, se hizo un análisis estadístico para las mediciones de 48 y 71 DDS, y otro análisis aparte para las mediciones de 91 y 104 DDS. Según el análisis estadístico, entre los 48 y 71 DDS se encontró efecto solo de la interacción riego x tiempo ( $p < 0,05$ ), y entre los 91 y 104 DDS no se encontró efecto alguno de los factores sobre el AFE ( $p < 0,05$ ). Al igual que en Longotoma, en Alhué no se encontró diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos antes de iniciarse el riego diferenciado. Entre los 48 y 71 DDS el AFE de las plantas sometidas a un riego del 100% y del 0% se mantuvo estable, y solo aumentó de forma considerable en las plantas con un riego del 50%. Tras ello no hubo diferencias significativas entre los niveles de riego 50% y 100%.

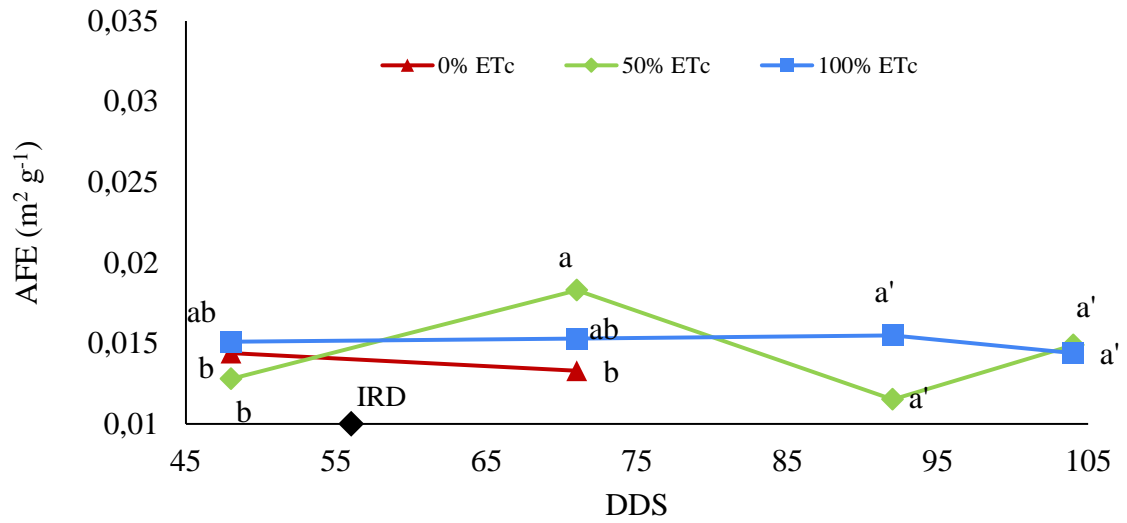


Figura 4. Evolución del área foliar específica (AFE;  $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$ ) del cultivo de amaranto bajo tres niveles de riego (0%, 50% y 100% de la ETc) en Alhué. Se realizó un análisis estadístico para los datos de 48 y 71 DDS, y otro análisis aparte para las mediciones de 91 y 104 DDS. Letras diferentes sin comilla (') indican diferencias estadísticamente significativas para las mediciones de 48 y 71 DDS, mientras que letras diferentes con comilla (') indican diferencias estadísticamente significativas a los 91 y 104 DDS según prueba LSD Fisher ( $p < 0,05$ ;  $n = 8$ ) por efecto de la interacción riego x tiempo. DDS: días desde siembra. IRD: inicio del riego diferenciado (56 DDS).

### Rasgos derivados de curvas de presión volumen

En Longotoma, los muestreos se realizaron a los 69, 90 y 104 DDS. En relación con  $\psi_{OTM}$ , se encontró efecto de las interacciones de riego x tiempo y riego x genotipo ( $p < 0,05$ ). En la primera medición el  $\psi_{OTM}$  del nivel de riego 0% fue menor al del nivel 100% (-0,94 MPa frente a -0,77 MPa) (Figura 5a). Luego, en la segunda medición el  $\psi_{OTM}$  del riego 0% cayó significativamente y obtuvo su valor más negativo (-1,12 MPa), manteniéndose estable hasta la última medición. Los niveles de riego 50% y 100% mantuvieron un  $\psi_{OTM}$  similar y estable, salvo a los 104 DDS cuando el  $\psi_{OTM}$  del riego 50% fue menor al del riego 100%. En relación con los genotipos, a los 69 DDS Amaranteca obtuvo un  $\psi_{OTM}$  mayor que CB-01 (-0,86 MPa frente a -0,98 MPa) (Cuadro 4).

Con respecto al módulo de elasticidad de la pared ( $\epsilon$ ), se encontró efecto de la interacción riego x tiempo ( $p < 0,05$ ), no habiendo efecto del factor genotipo. A los 69 DDS, las plantas del riego 100% presentaron un menor  $\epsilon$  que las plantas del riego 50% (Figura 5b). Luego, a los 90 DDS el módulo de elasticidad del riego 0% aumentó considerablemente logrando el máximo valor medido en Longotoma en esta localidad (15,71 MPa), mientras que el  $\epsilon$  de las plantas del riego 50% aumentó más tarde a los 104 DDS logrando su valor más alto (14,05 MPa).

Con relación al  $\psi_{PPT}$ , se encontró efecto de la interacción riego x tiempo ( $p < 0,05$ ), no habiendo efecto del factor genotipo. Se observó una tendencia de los riegos 0% y 100% a mantener un  $\psi_{PPT}$  relativamente estable en el periodo experimental, siendo el  $\psi_{PPT}$  del riego 0% inferior al del riego 100% durante las tres mediciones (Figura 5c). En esa línea, el  $\psi_{PPT}$  del riego 0% fluctuó entre -1,17 y -1,29 MPa, mientras que las plantas con riego 50% se observó una caída significativa de  $\psi_{PPT}$  entre los 90 y 104 DDS, llegando a -1,22 MPa.

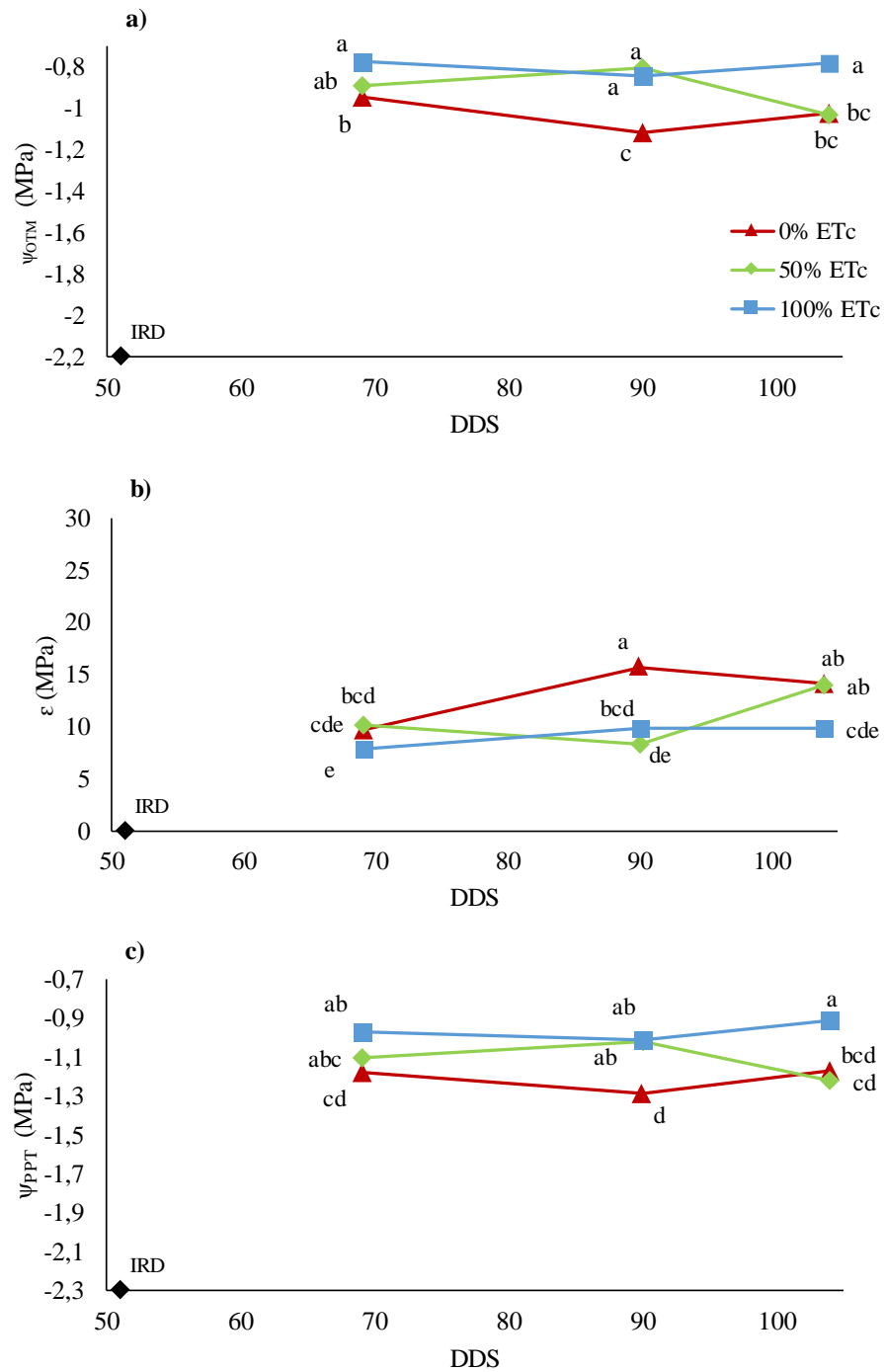


Figura 5. Evolución de a)  $\psi_{OTM}$ , b)  $\epsilon$  y c)  $\psi_{PPT}$ , calculados a partir de las curvas de presión volumen en hojas de plantas de amaranto sometidas a tres niveles de riego (0% ETC, 50% ETC y 100% de la ETC) en Longotoma. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según prueba LSD Fisher ( $p < 0,05$ ;  $n = 8$ ) por efecto de la interacción riego x tiempo. DDS: días desde siembra. IRD: inicio del riego diferenciado (51 DDS).

Cuadro 4. Efecto de la interacción de los factores tiempo y genotipo sobre el potencial osmótico a turgor máximo ( $\psi_{OTM}$ ; MPa) en el cultivo de amaranto en Longotoma.

Tiempo (DDS)	Genotipo	$\Psi_{OTM}$ (MPa)
51	AMT	-0,89 ab
	CB-01	-0,84 a
69	AMT	-0,86 a
	CB-01	-0,98 b
90	AMT	-0,94 ab
	CB-01	-0,95 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según prueba LSD Fisher ( $p < 0,05$ ;  $n = 12$ ). DDS: días después de siembra.

En Alhué, los muestreos se llevaron a cabo a los 68, 82 y 104 DDS, sin embargo, a los 104 DDS no se extrajeron hojas de las plantas sin riego, debido a su avanzado estado de senescencia. Por ello, en esta localidad para cada variable se realizó por un lado un análisis estadístico para las mediciones de los 68 y 82 DDS, y otro análisis aparte para 104 DDS. En relación con  $\psi_{OTM}$ , a los 68 y 82 DDS hubo efecto de la interacción de riego x tiempo ( $p < 0,05$ ), no existiendo efecto del factor genotipo. Luego, a los 104 DDS no hubo efecto alguno de los factores ni de su interacción ( $p < 0,05$ ). En la primera medición, el  $\psi_{OTM}$  del nivel de riego 0% fue menor al del nivel 100%, alcanzando un valor de -1,29 MPa (Figura 6a). Luego, en la segunda medición el  $\psi_{OTM}$  del nivel 0% cayó significativamente y obtuvo su valor más negativo (-1,92 MPa). Por otro lado, los niveles de riego 50% y 100% mantuvieron un  $\psi_{OTM}$  similar y estable en todas las mediciones.

Con respecto a  $\epsilon$ , a los 68 y 82 DDS hubo efecto debido a la interacción de riego x tiempo x genotipo ( $p < 0,05$ ), y luego a los 104 DDS no hubo efecto alguno de los factores ni de su interacción ( $p < 0,05$ ). Se observó una tendencia de las plantas sometidas al nivel de riego 0% a mantener un mayor valor de  $\epsilon$  que el resto de los niveles de riego (Figura 6b). Durante la segunda medición el  $\epsilon$  de AMT en presencia del riego 0% aumentó significativamente y logró su máximo valor (26,07 MPa).

En relación con  $\psi_{PPT}$ , a los 68 y 82 DDS hubo efecto de la interacción riego x tiempo y riego x genotipo ( $p < 0,05$ ), y luego a los 104 DDS se encontró efecto debido al factor riego ( $p < 0,05$ ). A los 68 y 82 DDS, el riego 0% obtuvo menores valores de  $\psi_{PPT}$  que los riegos 50% y 100%, y disminuyó considerablemente a los 82 DDS, alcanzando un valor mínimo de -2,19 MPa (Figura 6c). El riego 50% se mantuvo estable entre los 68 y 82 DDS, mientras que el  $\psi_{PPT}$  del riego 100% aumentó considerablemente y se posicionó por sobre el del riego 50% a los 82 DDS. En contraste, a los 104 DDS el  $\psi_{PPT}$  del riego 50% fue mayor al del riego 100%. En relación con los genotipos, cuando el riego fue 100% el genotipo AMT obtuvo un mayor  $\psi_{PPT}$  que CB-01 (-1,05 frente a -1,17 MPa) (Cuadro 5).

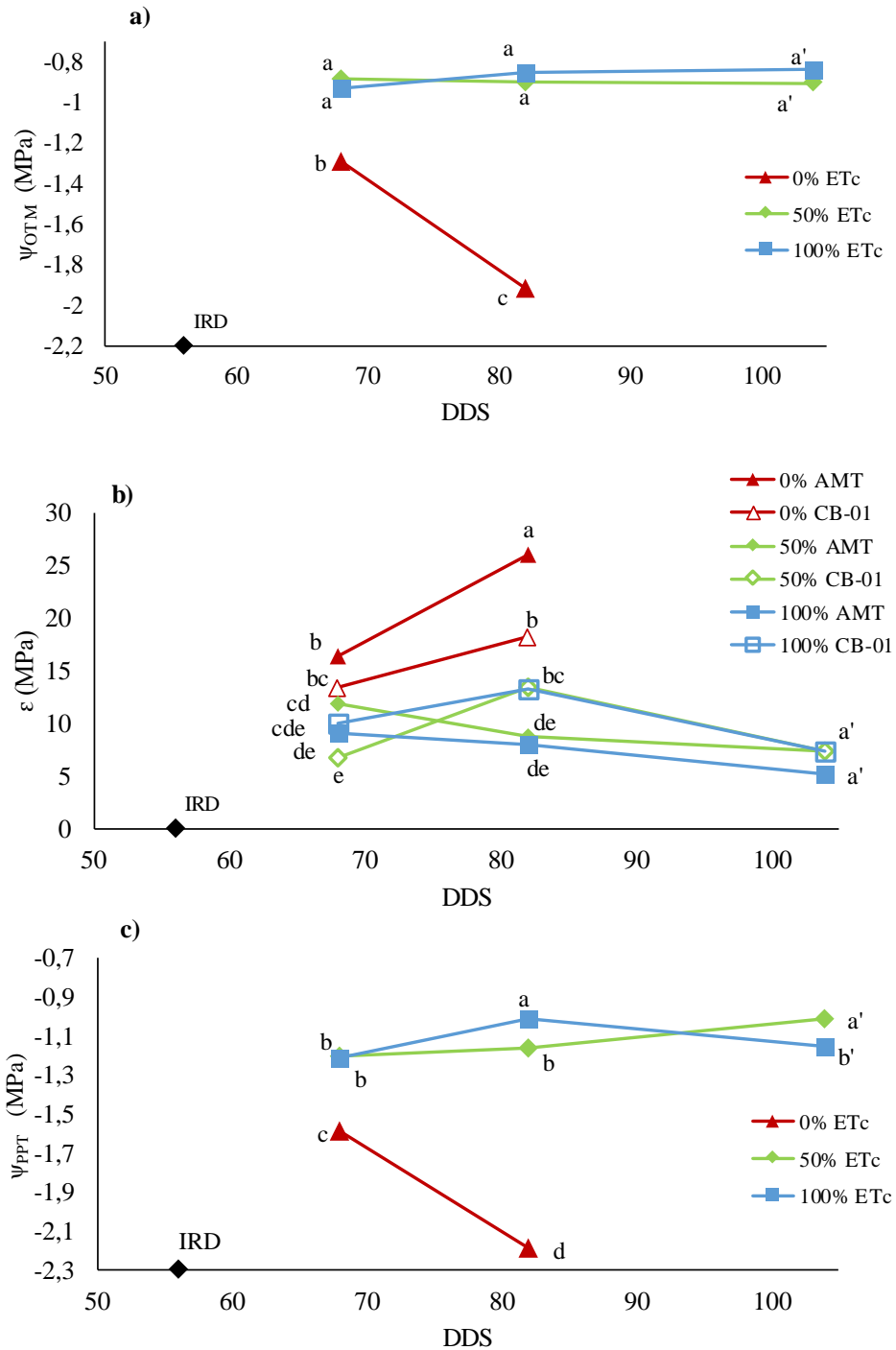


Figura 6. Evolución a)  $\psi_{OTM}$ , b)  $\epsilon$  y c)  $\psi_{PPT}$  calculados a partir de las curvas de presión volumen en hojas de dos genotipos de amaranto (AMT y CB-01) sometidas a tres niveles de riego (0% ETC, 50% ETC y 100% de la ETC), en Alhué. Se realizó un análisis estadístico para los 68 y 82 DDS, y otro análisis aparte para la medición de 104 DDS. Letras distintas sin comilla ( ) indican diferencias estadísticamente significativas para las mediciones de 68 y 82 DDS, mientras que letras distintas con comilla ( ') indican diferencias



estadísticamente significativas a los 104 DDS según prueba LSD Fisher ( $p < 0,05$ ;  $n = 8$ ). DDS: días desde siembra. IRD: inicio del riego diferenciado (56 DDS).

Cuadro 5. Efecto de la interacción de los factores riego y genotipo sobre el potencial en el punto de pérdida de turgor ( $\psi_{PPT}$ ; MPa) en el cultivo de amaranto en Alhué.

Riego (% ETc)	Genotipo	$\psi_{PPT}$ (MPa)
0%	AMT	-1,96 c
	CB-01	-1,82 c
50%	AMT	-1,22 b
	CB-01	-1,14 ab
100%	AMT	-1,05 a
	CB-01	-1,17 b

Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según prueba LSD Fisher ( $p < 0,05$ ;  $n = 8$ ).

En lo relativo al ajuste osmótico (AO), hubo efecto de la interacción riego x tiempo ( $p < 0,05$ ), no habiendo efecto del factor genotipo. En Longotoma, en el riego 0% varió entre 0,16 y 0,27 MPa, obteniendo los mayores valores a los 90 DDS. Además, durante la segunda medición el AO del riego 0% fue mayor al del riego 50% (Cuadro 6). En Alhué, el AO del riego 0% presentó valores de entre 0,36 y 1,07 MPa, alcanzando su máximo a los 82 DDS, y fue mayor al AO del riego 50% durante las dos mediciones.

Cuadro 6. Ajuste osmótico (AO; MPa) en tres oportunidades del cultivo de amaranto bajo dos niveles de riego deficitario (0% y 50% de la ETc) en Longotoma y en Alhué.

Longotoma			Alhué		
DDS	Riego (% ETc)	AO (MPa)	DDS	Riego (% ETc)	AO (MPa)
69	0%	0,16 b	68	0%	0,36 b
	50%	0,12 b		50%	-0,05 c
90	0%	0,27 a	82	0%	1,07 a
	50%	-0,04 c		50%	0,06 c
104	0%	0,24 ab	104	0%	-
	50%	0,25 ab		50%	0,12

Letras distintas en la misma columna indican diferencias estadísticamente significativas según prueba LSD Fisher ( $p < 0,05$ ;  $n = 4$ ). DDS: días desde siembra. En Alhué, solo se realizó análisis estadístico para las mediciones de 68 y 82 DDS.

### **Crecimiento del cultivo**

En Longotoma, se realizaron cinco muestreos de biomasa (51, 69, 90, 104 y 112 DDS) y una medición del largo de panojas (112 DDS). La interacción de riego x tiempo x genotipo resultó significativa para las variables biomasa de tallos, de hojas, de panojas y biomasa aérea total ( $p < 0,05$ ). Por su parte, la interacción riego x genotipo tuvo efecto sobre el largo de panojas ( $p < 0,05$ ). Con respecto a la biomasa de tallos, los valores más altos se dieron a los 69 DDS, y hubo una disminución significativa entre los 69 y 112 DDS bajo el riego 0% en los dos genotipos y bajo el riego 50% solo en el genotipo CB-01 (Cuadro 7). Con relación a la biomasa de hojas, solo hubo diferencias significativas entre los genotipos a los 69 DDS bajo riego del 50% cuando CB-01 alcanzó una mayor biomasa de hojas que AMT (Cuadro 7). Por su parte, bajo el riego 0% CB-01 obtuvo un mayor largo de panojas que AMT (Apéndice II).

Con relación a la biomasa aérea total, no se observaron diferencias entre los niveles de riego, salvo a los 90 DDS cuando la biomasa de las plantas del genotipo CB-01 con riego 100% fue mayor al de los riegos 50% y 0% (Cuadro 7).

Cuadro 7. Efecto de la interacción riego x genotipo x tiempo sobre las variables biomasa de tallos, biomasa de hojas, biomasa de panojas y biomasa aérea total en el cultivo de amaranto en Longotoma.

Tiempo (DDS)	Riego (% ETc)	Genotipo	Biomasa	Biomasa	Biomasa	Biomasa
			tallos	hojas	panojas	Aérea Total
(kg ha <sup>-1</sup> )						
51	0%	AMT	1.962 d	1.124 bcd	34 g	3.120 c
		CB-01	1.733 d	933 bcd	46 g	2.713 c
	50%	AMT	1.771 d	9.143 d	37 g	2.722 c
		CB-01	1.629 d	1.029 bcd	39 g	2.696 c
	100%	AMT	1.807 d	971 bcd	47 g	2.826 c
		CB-01	1.686 d	1.085 bcd	36 g	2.807 c
69	0%	AMT	6.314 a	2.238 a	1.133 e	9.685 ab
		CB-01	5.124 ab	1.819 ab	923 f	7.866 b
	50%	AMT	3.667 cd	1.390 bcd	876 f	5.933 b
		CB-01	5.014 abc	2.357 a	942 ef	8.314 ab
	100%	AMT	4.979 abc	2.100 ab	1.114 ef	8.192 b
		CB-01	4.986 abc	2.214 a	1.178 e	8.378 ab
90	0%	AMT	4.381 abc	1.047 bcd	2.761 d	8.190 b
		CB-01	3.876 bcd	1.181 bcd	2.876 cd	7.933 b
	50%	AMT	3.324 cd	1.161 bcd	2.857 cd	7.342 b
		CB-01	3.500 cd	1.264 bcd	2.971 cd	7.735 b
	100%	AMT	4.607 abc	1.700 ab	3.871 abcd	10.178 ab
		CB-01	4.736 abc	2.164 ab	4.007 abc	10.907 a
104	0%	AMT	4.029 bcd	1.314 bcd	3.761 abc	9.104 ab
		CB-01	4.781 abc	1.486 bcd	5.181 a	11.447 a
	50%	AMT	3.543 cd	1.219 bcd	3.657 abc	8.419 ab
		CB-01	3.300 d	1.278 bcd	3.885 abc	8.464 ab
	100%	AMT	4.371 abcd	1.528 abc	4.757 abc	10.657 ab
		CB-01	4.293 bcd	1.571 abc	4.442 abc	10.307 ab
112	0%	AMT	3.238 d	1.000 bcd	2.761 d	7.000 b
		CB-01	3.257 d	1.047 bcd	3.800 abc	8.105 b
	50%	AMT	2.800 d	1.000 bcd	3.600 bcd	7.400 b
		CB-01	3.107 d	971 bcd	3.400 cd	7.478 b
	100%	AMT	3.764 bcd	1.407 bcd	4.935 a	10.107 ab
		CB-01	3.579 cd	1.378 bcd	4.685 ab	9.643 ab

Letras distintas en sentido vertical indican diferencias estadísticamente significativas para la interacción de los factores tiempo x riego x genotipo según test LSD Fisher ( $p < 0,05$ ;  $n = 4$ ). DDS: días desde siembra.

En Alhué, se hicieron tres muestreos (56, 71 y 104 DDS) para todas las variables de biomasa y un muestreo adicional a los 92 DDS para biomasa de panojas y de tallos. Además, se midió el largo de panojas a los 104 DDS. La interacción riego x tiempo tuvo efecto sobre la biomasa de hojas, panojas, tallos y biomasa total ( $p < 0,05$ ); la interacción riego x genotipo tuvo efecto sobre la biomasa de panojas y la biomasa aérea total ( $p < 0,05$ ); el factor riego tuvo efecto sobre el largo de panojas ( $p < 0,05$ ), mientras que el factor genotipo tuvo efecto sobre la biomasa de hojas ( $p < 0,05$ ). Con respecto a la biomasa de hojas, el genotipo AMT tuvo una mayor biomasa de hojas que CB-01 (Apéndice III). En lo relativo a la biomasa de panojas, entre los 92 y 104 DDS esta variable fue proporcional al nivel de riego (Apéndice IV). Respecto a la biomasa de panojas evaluada entre los genotipos, solo en la medición de 71 DDS el genotipo CB-01 obtuvo una mayor biomasa de panojas que AMT (Apéndice V). Por su parte, el largo de panojas fue proporcional al nivel de riego (Apéndice VI).

Con respecto a la biomasa aérea total, entre los 71 y 104 DDS se observó un valor de biomasa proporcional al nivel de riego, alcanzando el riego 100% su máximo valor a los 104 DDS ( $10.250 \text{ kg MS ha}^{-1}$ ) (Figura 8). En las plantas con riego deficitario, la biomasa aérea total tras obtener sus valores más altos a los 71 DDS, disminuyó considerablemente a los 104 DDS. En lo relativo a los genotipos, AMT logró una mayor biomasa aérea total a los 104 DDS, no existiendo diferencias entre los genotipos en las otras fechas de muestreo (Apéndice V).

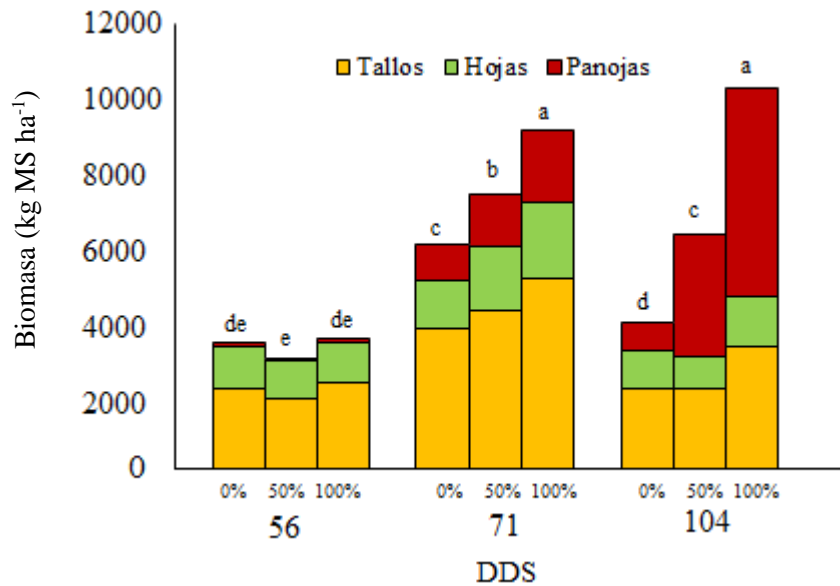


Figura 8. Evolución en el tiempo de la biomasa de panojas (rojo), biomasa de hojas (verde), biomasa de tallos (anaranjado) y biomasa aérea total (barra entera) del cultivo de amaranto bajo tres niveles de riego (0%, 50 y 100% de la ETC) en Alhué. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas para la biomasa total aérea según prueba LSD Fisher ( $p < 0,05$ ;  $n = 8$ ). MS: materia seca. DDS: días desde siembra.

### Rendimiento, índice de cosecha y componentes del rendimiento

En Longotoma la cosecha fue realizada a los 112 DDS encontrándose efecto del factor riego sobre la biomasa aérea total, el rendimiento de granos, el índice de cosecha y el número de granos ( $p < 0,05$ ); mientras que el factor genotipo tuvo efecto solo sobre el peso de 1.000 granos ( $p < 0,05$ ) (Cuadro 8). Además, no hubo efecto de la interacción de los factores riego y genotipo ( $p < 0,05$ ). El riego 100% obtuvo valores más altos en biomasa aérea, rendimiento de granos y número de granos  $m^{-2}$ , y no hubo diferencias significativas entre los riegos 0% y 50% en dichas variables. En relación con los genotipos, solo se presentaron diferencias entre ellos para la variable peso de 1.000 granos, donde CB-01 obtuvo un mayor valor que AMT (0,858 g frente a 0,830 g).

Cuadro 8. Efecto del riego y el genotipo sobre la biomasa aérea, el rendimiento de granos, el índice de cosecha, el peso de 1.000 granos y el número de granos en el cultivo de amaranto en Longotoma al momento de la cosecha.

	Biomasa Aérea (kg ha <sup>-1</sup> )	Rendimiento de granos	Índice de Cosecha	Peso de 1.000 granos (g)	Número de granos m <sup>-2</sup>
<b>Riego (% ETc)</b>					
0%	6.766 b	1.507 b	0,22 b	0,845 a	179.000 b
50%	6.232 b	1.499 b	0,24 ab	0,843 a	177.000 b
100%	8.135 a	2.148 a	0,26 a	0,844 a	255.000 a
<b>Genotipo</b>					
AMT	7.287 a	1.717 a	0,23 a	0,830 b	185.258 a
CB-01	6.801 a	1.719 a	0,25 a	0,858 a	158.787 a
<b>Significancia</b>					
Riego	*	*	*	n.s	*
Genotipo	n.s	n.s	n.s	*	n.s
Riego x Genotipo	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s

Letras distintas en la misma columna indican diferencias estadísticamente significativas según prueba LSD - Fisher ( $p < 0,05$ ). \*: efecto estadísticamente significativo del factor o interacción de factores sobre la variable evaluada ( $p < 0,05$ ). n.s: no significativo estadísticamente ( $p < 0,05$ ).

Por otro lado, en Alhué la cosecha se realizó a los 104 DDS, encontrándose efecto del factor riego sobre las variables biomasa aérea, rendimiento de granos, índice de cosecha, peso de 1.000 granos y número de granos ( $p < 0,05$ ), mientras que el factor genotipo tuvo efecto sobre biomasa aérea, el índice de cosecha y el peso de 1.000 granos ( $p < 0,05$ ) (Cuadro 9). Además, no hubo efecto de la interacción de los factores ( $p < 0,05$ ). En relación al riego, los valores

de biomasa aérea, rendimiento de granos, índice de cosecha y número de granos fueron proporcionales al nivel de riego. En tanto, el riego 0% tuvo un menor peso de 1.000 granos que los riegos 50% y 100%, no existiendo diferencias significativas entre estos dos últimos. Con respecto al factor genotipo, AMT logró mayor biomasa aérea que CB-01, sin embargo, tuvo menor IC y peso de 1.000 granos que CB-01.

Cuadro 9. Efecto del riego y el genotipo sobre la biomasa aérea, el rendimiento de granos, el índice de cosecha, el peso de 1.000 granos y el número de granos en el cultivo de amaranto en Alhué al momento de la cosecha.

	Biomasa Aérea (kg ha <sup>-1</sup> )	Rendimiento de granos	Índice de Cosecha	Peso de 1.000 granos (g)	Número de granos m <sup>-2</sup>
<b>Riego (% ETc)</b>					
0%	3.373 c	247 c	0,07 c	0,620 b	40.000 c
50%	5.692 b	1.390 b	0,24 b	0,820 a	169.000 b
100%	7.438 a	2.200 a	0,3 a	0,800 a	277.000 a
<b>Genotipo</b>					
AMT	5.909 a	1.296 a	0,19 b	0,730 b	165.787 a
CB-01	5.093 b	1.262 a	0,22 a	0,760 a	157.749 a
<b>Significancia</b>					
Riego	*	*	*	*	*
Genotipo	*	n.s	*	*	n.s
Riego x Genotipo	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s

Letras distintas en la misma columna indican diferencias estadísticamente significativas según prueba LSD - Fisher ( $p < 0,05$ ). \*: efecto estadísticamente significativo del factor o interacción de factores sobre la variable evaluada ( $p < 0,05$ ). n.s: no significativo estadísticamente ( $p < 0,05$ ).

### Análisis de componentes principales

El gráfico de análisis de componentes principales fue desarrollado con las variables de relaciones hídricas foliares, AFE y cobertura medidas durante la etapa de plena floración, y con las variables de rendimiento de granos, biomasa total, biomasa de tallos, biomasa de hojas y biomasa de panojas calculadas al momento de la cosecha.

El análisis de componentes principales representa un 70,7% de la variabilidad total de los datos entre las dos componentes, teniendo la componente principal 1 (CP1), el 50,6% de la variabilidad (Figura 9). Las observaciones de los niveles de riego 0% de Alhué se proyectan

más cercanas al lado izquierdo que las del mismo nivel de riego en Longotoma, lo que indica que las plantas bajo riego 0% en Alhué presentaron mayor  $\varepsilon$ , y menores  $\psi_{PPT}$  y  $\psi_{OTM}$ .

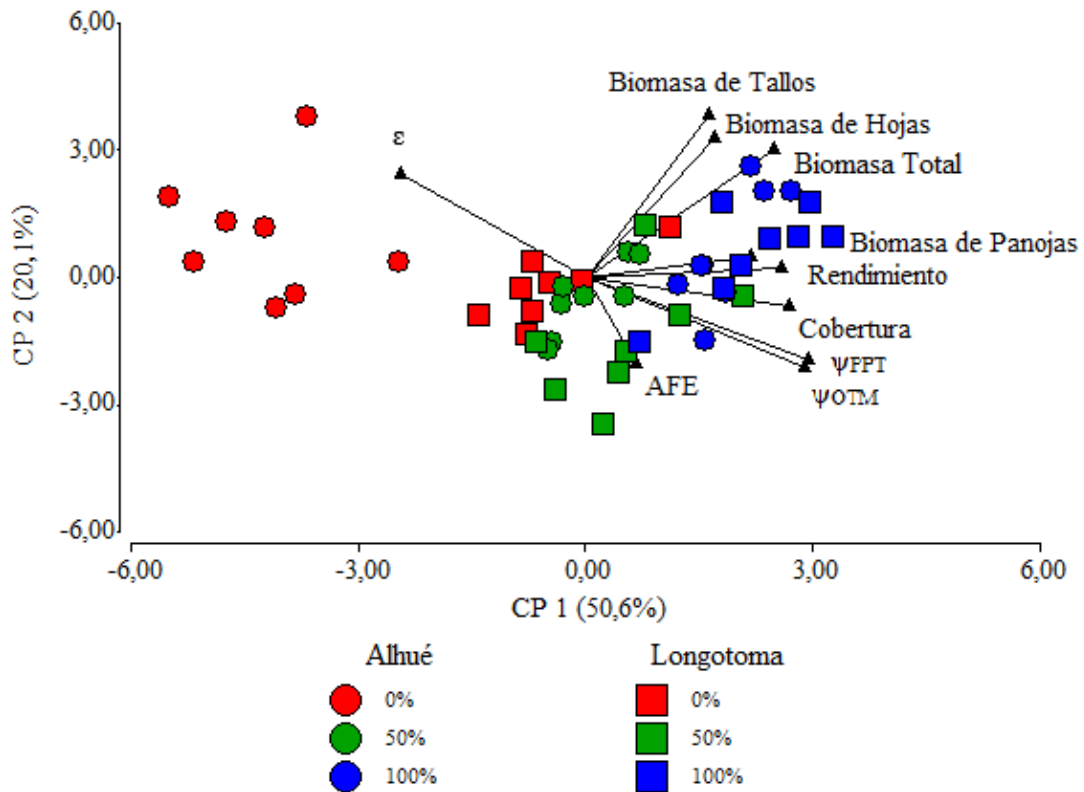


Figura 9. Análisis de componentes principales del cultivo de amaranto bajo tres niveles de riego (0%, 50% y 100% de la ETc) en Alhué (cuadrados) y Longotoma (círculos) para las variables: biomasa de tallos, biomasa de hojas, biomasa total, biomasa de panojas, fracción de cobertura, AFE,  $\psi_{OTM}$ ,  $\psi_{PPT}$  y  $\varepsilon$ , en el estado de floración, y rendimiento de granos. CP: componente principal.



## DISCUSIÓN

El presente estudio se diseñó para evaluar el comportamiento de dos genotipos de amaranto (Amaranteca y CB-01), procedentes de diferentes lugares de selección (México y Chile, respectivamente), bajo condiciones de déficit hídrico en dos localidades (Longotoma y Alhué). El déficit hídrico se inició en etapas muy tempranas del desarrollo reproductivo (inicio de emisión de panoja), que coincide con el periodo de mayor sensibilidad para el rendimiento de granos en amaranto (Pulvento *et al.*, 2021). En ambos genotipos, el déficit hídrico provocó una caída en el rendimiento de granos (Cuadro 8), tal como ha sido observado en otros estudios (Geerts *et al.*, 2008; Pulvento *et al.*, 2021), y no se encontraron diferencias entre los genotipos, contraviniendo la hipótesis planteada en este trabajo. No obstante, el genotipo CB-01 destacó en peso de grano (Cuadros 8 y 9),  $\psi_{OTM}$  (Cuadro 4),  $\psi_{PPT}$  (Cuadro 5) y la reducción de la biomasa de tallos (Cuadro 7), lo que sugiere que podría ser más resistente que AMT al déficit hídrico.

En estudios previos en amaranto (Ribeiro *et al.* 2018) y en quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) (Geerts *et al.* 2009), otra planta cultivada comercialmente de la misma familia que el amaranto, se ha encontrado que bajo déficit hídrico no hay una variabilidad en el peso de los granos, pero sí existe una disminución en el número de granos  $m^{-2}$ , siendo esta caída la que explica en gran medida el menor rendimiento de granos en quinoa (Dumschott *et al.* 2022). Coincidentemente, se observó una invariabilidad en el tamaño de granos, salvo en Alhué bajo el riego 0%, y una disminución en el número de granos  $m^{-2}$  bajo déficit hídrico (Cuadros 7 y 8). Al respecto, Barnabás *et al.* (2007) explica que el déficit hídrico provoca la inhibición de la fotosíntesis y la disminución del área fotosintética, reduciendo entonces el suministro de asimilados, lo que puede resultar en el aborto de estructuras reproductivas y, en consecuencia, en la disminución del número de granos.

En presencia de déficit hídrico el amaranto responde con mecanismos de resistencia como la profundización radical, la disminución del área foliar, el cierre estomático, el aumento en la eficiencia de uso del agua y el ajuste osmótico (Johnson y Henderson, 2002; Liu y Stützel, 2002a; Liu y Stützel, 2002b). Con respecto a las relaciones hídricas foliares, en ambos genotipos se observó una respuesta al déficit hídrico mediante la disminución de  $\psi_{OTM}$  (ajuste osmótico), el aumento de  $\varepsilon$  y la disminución de  $\psi_{PPT}$  (Figuras 5 y 6), lo que demuestra plasticidad fenotípica para estos rasgos de tolerancia al déficit hídrico. La caída de  $\psi_{OTM}$  ha sido reportada anteriormente en amaranto (Liu y Stützel, 2002a; Omami y Hammes, 2006) y provocó la disminución de  $\psi_{PPT}$ , lo que permitió mantener el gradiente de potencial hídrico entre la planta y el suelo, y en consecuencia, la absorción de agua desde el suelo (Silva *et al.*, 2021). Por su parte, el aumento de  $\varepsilon$  provocó la mantención parcial del CRA en el punto de pérdida de turgor, previniendo una deshidratación riesgosa de la célula (Bartlett *et al.* 2012). Los valores de ajuste osmótico de los genotipos en estudio fluctuaron entre 0,12 y 1,07 MPa, siendo algo menores a los encontrados por Liu y Stützel (2002a) en amaranto y que fluctuaron entre 1,10 y 1,31 MPa. El  $\psi_{PPT}$  más bajo fue observado en el riego 0% en la localidad de

Alhué con un potencial de -2,19 MPa, valor más negativo al reportado en quinoa (otro cultivo considerado tolerante al déficit hídrico), que alcanzó -1,83 MPa bajo condiciones similares (Jensen *et al.*, 2000). Esto permite sostener la idea de que el amaranto es una especie tolerante al déficit hídrico. En estudios previos, se señala que una mayor capacidad de ajuste osmótico, un menor  $\psi_{OTM}$  y/o un menor  $\psi_{PPT}$  se relacionan con una mayor tolerancia al déficit hídrico (Mart *et al.*, 2016; Premachandra *et al.*, 1994). Aunque no se encontraron diferencias con relación al ajuste osmótico entre los genotipos, CB-01 tuvo un menor  $\psi_{OTM}$  con respecto a AMT en Longotoma durante el llenado de granos (90 DDS) (Cuadro 4) y un menor  $\psi_{PPT}$  en Alhué durante las tres mediciones (Cuadro 5), lo que confirma la variabilidad genotípica del amaranto con respecto a las relaciones hídricas, sugiriéndose que CB-01 podría ser más resistente al déficit hídrico.

En presencia de déficit hídrico, las plantas pueden disminuir el AFE y la fracción de cobertura del suelo, lo que constituye una estrategia para disminuir el área transpiratoria (Shao *et al.*, 2008; Sun *et al.*, 2013; Liu y Stützel, 2004; Baird *et al.*, 2017; Jamalluddin *et al.*, 2018). Tanto en Longotoma como en Alhué, hubo una caída en la fracción de cobertura por efecto del déficit hídrico (Cuadro 3 y Figura 2, respectivamente), lo que podría corresponder a un mecanismo de evasión al déficit hídrico, sin embargo, no fue acompañada por una disminución en el AFE (Figuras 3 y 4). Al respecto, otras variables que pueden explicar la menor cobertura son la menor biomasa de panojas y el marchitamiento de las hojas en las plantas sometidas a déficit hídrico. En relación con los genotipos, AMT bajo un nivel de riego 100% obtuvo mayores valores de cobertura que CB-01 en Longotoma en las dos mediciones, y en Alhué a los 56 y 104 DDS. La mayor cobertura de AMT provocó un aumento en la evapotranspiración del cultivo, sin embargo, no se tradujo en un mayor rendimiento de granos, en contraste con resultados de trabajos anteriores (Ghassemi-Golezani *et al.*, 2008).

Farooq *et al.* (2014) indican que la disminución del área fotosintética y de la conductancia estomática por efecto del déficit hídrico, provoca una menor disponibilidad de fotoasimilados para el llenado de granos. En ese contexto, la removilización de reservas desde los tallos es crucial para mantener el rendimiento y se ha relacionado con una mayor tolerancia al déficit hídrico (Blum, 2011; Joudi *et al.*, 2012). En ambos genotipos se observó una disminución en la biomasa de tallos entre las etapas de floración y cosecha, lo que indicaría que hubo removilización de reservas (Cuadro 7 y Apéndice V). En ese sentido, en Longotoma bajo el riego 50% el genotipo CB-01 tuvo una reducción significativa en la biomasa de tallos (38%) a diferencia de AMT (24%), lo que sugiere que CB-01 de contar con este mecanismo de resistencia, es más propenso a removilizar reservas que AMT (Cuadro 7).

Por último, se encontraron diferencias en las variables medidas entre los dos ambientes: en Alhué se observó una menor fracción de cobertura y un menor AFE para los tres niveles de riego, y un menor  $\psi_{PPT}$  y rendimiento de granos bajo el riego 0% con respecto a Longotoma, lo que puede apreciarse gráficamente en el análisis de componentes principales presentado en la Figura 9. Además, en Alhué bajo el riego 0% hubo una caída significativa en el tamaño de granos a diferencia de Longotoma. Todo ello sugiere que en Alhué la severidad del déficit fue mayor que en Longotoma (Bartlett *et al.*, 2012; Harzé *et al.*, 2016; Poorter *et al.*, 2009).

Esto pudo ser provocado por las mayores temperaturas y por las características del suelo en Alhué. Al respecto, Shah y Paulsen (2003) indican que bajo déficit hídrico una mayor temperatura acelera la senescencia de las hojas afectando la fracción de cobertura. Además, se ha observado en cereales que la combinación de una alta temperatura y el déficit hídrico puede afectar el establecimiento de los granos, y que el efecto de su interacción es mayor que sus efectos independientes (Mahrookashani *et al.*, 2017). Por otro lado, Johnson y Henderson (2002) señalan que en presencia de déficit hídrico las raíces del amaranto pueden alcanzar una profundidad de hasta 1,5 m, resultando relevante el agua almacenada en los horizontes inferiores del suelo. En los primeros 30 cm no hubo grandes diferencias en relación a la humedad aprovechable entre los ambientes (36 mm en Longotoma y 39 mm en Alhué), en contraste con el estudio llevado a cabo por Nath (2014), que señala una menor capacidad de retención de agua en suelos más arenosos como el de Alhué. Sin embargo, en esta localidad bajo los 36 cm de profundidad, el suelo presentaba ausencia de estructura (grano simple), condición que se ha relacionado con una menor capacidad de almacenamiento de agua y que puede explicar la mayor severidad del déficit hídrico en Alhué (Stagnari *et al.*, 2019).

## CONCLUSIONES

La respuesta en rendimiento y en el nivel de tolerancia entre los genotipos de amaranto CB-01 y AMT es similar; no obstante, la magnitud de la respuesta varía según el genotipo.

El genotipo CB-01 destaca por sobre AMT por un menor  $\psi_{PPT}$  y una reducción significativa de la biomasa de tallos como indicio de una capacidad de removilización de carbohidratos para sostener el crecimiento reproductivo.

Entre los mecanismos de resistencia de amaranto frente a déficit hídrico destacan el ajuste osmótico foliar asociado a una disminución de  $\psi_{PPT}$  y la disminución de la elasticidad de la pared como mecanismos de tolerancia para prevenir una deshidratación excesiva de la célula. Estos ajustes no se ven reflejados en rasgos morfológicos como el área foliar específica de amaranto.

Las plantas presentan una senescencia acelerada bajo déficit hídrico como mecanismo de evasión a la sequía.

## BIBLIOGRAFÍA

Annicchiarico, P., y Pecetti, L. (1995). Morpho-physiological traits to complement grain yield selection under semi-arid Mediterranean conditions in each of the durum wheat types *mediterraneum*, *typicum* and *syriacum*. *Euphytica*, 86(3), 191–198.  
<https://doi.org/10.1007/BF00016356>

Baird, A., Anderegg, L., Lacey, M., Hille, J., Lambers, R. y Van Volkenburgh, E. (2017). Comparative leaf growth strategies in response to low-water and low-light availability: variation in leaf physiology underlies variation in leaf mass per area in *Populus tremuloides*. *Tree Physiology*, 37, 1140–1150.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpx035>

Barnabás, B., Jäger, K. y Fehér, A. (2007). The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell & Environment*, 31(1), 11-38  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x>

Bartlett, M., Scoffoni, C., y Sack, L. (2012). The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. *Ecology Letters*, 15(5), 393–405.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x>

Bartlett, M., Zhang, Y., Kreidler, N., Sun, S., Ardy, R., Cao, K., y Sack, L. (2014). Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait. *Ecology Letters*, 17(12), 1580–1590.  
<https://doi.org/10.1111/ele.12374>

Blackman, C. (2018). Leaf turgor loss as a predictor of plant drought response strategies. *Tree Physiology* 38(5), 655–657.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpy047>

Blum, A. (2011). Plant breeding for water-limited environments. *Plant Breeding for Water-Limited Environments*.  
<https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7491-4>

Cosmulescu, S., Scricciu, F., y Manda, M. (2020). Determination of leaf characteristics in different medlar genotypes using the imagej program. *Horticultural Science*, 47(2), 117–121.  
<https://doi.org/10.17221/97/2019-HORTSCI>

D'Amico, S., y Schoenlechner, R. (2017). Amaranth: Its Unique Nutritional and Health-Promoting Attributes. *Gluten-Free Ancient Grains: Cereals, Pseudocereals, and Legumes: Sustainable, Nutritious, and Health-Promoting Foods for the 21st Century* (pp. 131–159). Elsevier Inc.

<https://doi.org/10.1016/B978-0-08-100866-9.00006-6>

DGA. (2022). Información Oficial Hidrometeorológica y de Calidad de Aguas en Línea. <https://snia.mop.gob.cl/BNAConsultas/reportes>

Dumschott, K., Wuyts, N., Alfaro, C., Castillo, D., Fiorani, F., y Zurita-Silva, A. (2022). Morphological and physiological traits associated with yield under reduced irrigation in chilean coastal lowland quinoa. *Plants*, 11(3), 323. <https://doi.org/10.3390/PLANTS11030323>

Fang, Y., y Xiong, L. (2015). General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences* 72(4), 673–689.

<https://doi.org/10.1007/s00018-014-1767-0>

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., y Basra, S. (2009). Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, 29(1), 185–212.

<https://doi.org/10.1051/agro:2008021>

Farooq, M., Hussain, M., y Siddique, K. (2014). Drought Stress in wheat during flowering and grain-filling periods. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 33(4), 331–349.

<https://doi.org/10.1080/07352689.2014.875291>

Farrell, C., Szota, C., y Arndt, S. (2017). Does the turgor loss point characterize drought response in dryland plants? *Plant, Cell & Environment*, 40(8), 1500–1511. <https://doi.org/10.1111/PCE.12948>

Geerts, S., Raes, D., Garcia, M., Miranda, R., Cusicanqui, J., Taboada, C., Mendoza, J., Huanca, R., Mamani, A., Condori, O., Mamani, J., Morales, B., Osco, V., y Steduto, P. (2009). Simulating yield response of quinoa to water availability with aquacrop. *Agronomy Journal*, 101(3), 499–508.

<https://doi.org/10.2134/AGRONJ2008.0137S>

Geerts, S., Raes, D., Garcia, M., Vacher, J., Mamani, R., Mendoza, J., Huanca, R., Morales, B., Miranda, R., Cusicanqui, J., y Taboada, C. (2008). Introducing deficit irrigation to stabilize yields of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *European Journal of Agronomy*, 28(3), 427–436.

<https://doi.org/10.1016/J.EJA.2007.11.008>

Geraci, A., Inzerillo, S., y Oddo, E. (2019). Physio-morphological traits and drought stress responses in three wild Mediterranean taxa of *Brassicaceae*. *Acta Physiologiae Plantarum*, 41(6).

<https://doi.org/10.1007/S11738-019-2899-5>

Ghassemi-Golezani, K., Dalil, B., Muhammadi-Nasab, A., y Zehtab-Salmasi, S. (2008). The Response of Chickpea Cultivars to Field Water Deficit. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 36(1), 25–28.

<https://doi.org/10.15835/NBHA36185>

Harzé, M., Mahy, G., y Monty, A. (2016). Functional traits are more variable at the intra- than inter-population level: a study of four calcareous dry-grassland plant species. *Tuexenia*, 36, 321–336.

<https://doi.org/10.14471/2016.36.018>

Hossain, M., Wani, S., Bhattacharjee, S., Burritt, D., y Tran, L. (2016). Drought stress tolerance in plants, vol 2: Molecular and genetic perspectives. Springer International Publishing.

<https://doi.org/10.1007/978-3-319-32423-4>

Howden, S., Soussana, J., Tubiello, F., Chhetri, N., Dunlop, M., y Meinke, H. (2007). Adapting agriculture to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(50), 19691–19696.

<https://doi.org/10.1073/pnas.0701890104>

Jamalluddin, N., Massawe, F., Mayes, S., Ho, W., Singh, A., y Symonds, R. (2021). Physiological Screening for Drought Tolerance Traits in Vegetable Amaranth (*Amaranthus tricolor*) Germplasm. *Agriculture* 11(10), 994.

<https://doi.org/10.3390/AGRICULTURE11100994>

Jamalluddin, N., Massawe, F., y Symonds, R. (2018). Transpiration efficiency of Amaranth (*Amaranthus* sp.) in response to drought stress. 94(4), 448–459.

<https://doi.org/10.1080/14620316.2018.1537725>

Jensen, C., Jacobsen, S., Andersen, M., Núñez, N., Andersen, S., Rasmussen, L., y Mogensen, V. (2000). Leaf gas exchange and water relation characteristics of field quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) during soil drying. *European Journal of Agronomy*, 13(1), 11–25.

[https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(00\)00055-1](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(00)00055-1)

Johnson, B., y Henderson, T. (2002). Water Use Patterns of Grain Amaranth in the Northern Great Plains. *Agronomy Journal*, 94(6), 1437–1443.

<https://doi.org/10.2134/AGRONJ2002.1437>

Joudi, M., Ahmadi, A., Mohamadi, V., Abbasi, A., Vergauwen, R., Mohammadi, H., y Van den Ende, W. (2012). Comparison of fructan dynamics in two wheat cultivars with different capacities of accumulation and remobilization under drought stress. *Physiologia Plantarum*, 144(1), 1–12.

<https://doi.org/10.1111/J.1399-3054.2011.01517.X>

Lenz, T., Wright, I., y Westoby, M. (2006). Interrelations among pressure–volume curve traits across species and water availability gradients. *Physiologia Plantarum*, 127(3), 423–433.

<https://doi.org/10.1111/J.1399-3054.2006.00680.X>

Liu, F., y Stützel, H. (2002a). Leaf water relations of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to soil drying. *European Journal of Agronomy*, 16(2), 137–150.

[https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(01\)00122-8](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(01)00122-8)

Liu, F., y Stützel, H. (2002b). Leaf Expansion, Stomatal Conductance, and Transpiration of Vegetable Amaranth (*Amaranthus* sp.) in Response to Soil Drying. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 127(5), 878–883.

<https://doi.org/10.21273/JASHS.127.5.878>

Liu, F., y Stützel, H. (2004). Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to drought stress. *Scientia Horticulturae*, 102(1), 15–27.

<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2003.11.014>

Lopez, F., Chauhan, Y., y Johansen, C. (1997). Effects of timing of drought stress on leaf area development and canopy light interception of short-duration pigeonpea. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 178(1), 1–7.

<https://doi.org/10.1111/J.1439-037X.1997.TB00344.X>

Mahrookashani, A., Siebert, S., Hüging, H., y Ewert, F. (2017). Independent and combined effects of high temperature and drought stress around anthesis on wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 203(6), 453–463.

<https://doi.org/10.1111/JAC.12218>

Maréchaux, I., Bartlett, M., Sack, L., Baraloto, C., Engel, J., Joetzjer, E., y Chave, J. (2015). Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. *Functional Ecology*, 29(10), 1268–1277.

<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12452>

Mart, K., Veneklaas, E., y Bramley, H. (2016). Osmotic potential at full turgor: an easily measurable trait to help breeders select for drought tolerance in wheat. *Plant Breeding*, 135(3), 279–285.

<https://doi.org/10.1111/pbr.12367>



Mitchell, P., Veneklaas, E., Lambers, H., y Burgess, S. (2008). Leaf water relations during summer water deficit: Differential responses in turgor maintenance and variation in leaf structure among different plant communities in south-western Australia. *Plant, Cell and Environment*, 31(12), 1791–1802.

<https://doi.org/10.1111/J.1365-3040.2008.01882.X>

Mohammadi, R., y Golkari, S. (2021). Genetic resources for enhancing drought tolerance from a mini-core collection of spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Scientiarum. Agronomy*, 44(1), e56129.

<https://doi.org/10.4025/actasciagron.v44i1.56129>

Nardini, A. (2022). Hard and tough: the coordination between leaf mechanical resistance and drought tolerance. *Flora*, 288.

<https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152023>

Nath, T. N. (2014). Soil texture and total organic matter content and its influences on soil water holding capacity of some selected tea growing soils in Sivasagar district of Assam, India. *Int. J. Chem. Sci.*, 12(4), 1419–1429.

Niinemets, U. (2001). Global-Scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82(2), 453.

<https://doi.org/10.2307/2679872>

Omami, E., y Hammes, P. (2006). Interactive effects of salinity and water stress on growth, leaf water relations, and gas exchange in amaranth (*Amaranthus* spp.). *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 34(1), 33–44.

<https://doi.org/10.1080/01140671.2006.9514385>

Patrignani, A., y Ochsner, T. (2015). Canopeo: A powerful new tool for measuring fractional green canopy cover. *Agronomy Journal*, 107(6), 2312–2320.

<https://doi.org/10.2134/agronj15.0150>

Ponce, R., Blanco, M., y Giupponi, C. (2014). The economic impacts of climate change on the Chilean agricultural sector. A non-linear agricultural supply model. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 74(4), 404–412.

<https://doi.org/10.4067/S0718-58392014000400005>

Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., y Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3), 565–588.

<https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.2009.02830.X>

Premachandra, G., Hahn, D., y Joly, R. (1994). Leaf water relations and gas exchange in two grain *Sorghum* genotypes differing in their pre- and post-flowering drought tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 143, 96–101.

[https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)82103-6](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)82103-6)

Pulvento, C., Sellami, M., y Lavini, A. (2021). Yield and quality of *Amaranthus hypochondriacus* grain amaranth under drought and salinity at various phenological stages in southern Italy. *Journal of the Science of Food and Agriculture*.

<https://doi.org/10.1002/JSFA.11088>

Ribeiro, J., Pieterse, P., y Famba, S. (2018). Amaranth grain production as affected by watering regimes and day length in southern Mozambique. *South African Journal of Plant and Soil*, 35(1), 23–32.

<https://doi.org/10.1080/02571862.2017.1321795>

Santibañez, F. (2017). El cambio climático y los recursos hídricos de Chile. *Agricultura chilena, reflexiones y desafíos al 2030* (pp. 147-178).

Sarker, U., y Oba, S. (2018). Drought Stress Effects on Growth, ROS Markers, Compatible Solutes, Phenolics, Flavonoids, and Antioxidant Activity in *Amaranthus tricolor*. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 186(4), 999–1016.

<https://doi.org/10.1007/s12010-018-2784-5>

Shah, N., y Paulsen, G. (2003). Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. *Plant and Soil*, 257(1), 219–226.

<https://doi.org/10.1023/A:1026237816578>

Shao, H., Chu, L., Jaleel, C., y Zhao, C. (2008). Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *C. R. Biologies*, 331, 215–225.

<https://doi.org/10.1016/j.crv.2008.01.002>

Silva, H., Valenzuela, C., Garrido, M., Acevedo, E., Campos, S., Silva, P., y Morales-Salinas, L. (2021). Pressure–volume curve traits of chia (*Salvia hispanica* L.): an assessment of water-stress tolerance under field conditions. *Irrigation Science*, 39(6), 789–801.

<https://doi.org/10.1007/S00271-021-00748-W>

Stagnari, F., Galieni, A., D’Egidio, S., Pagnani, G., y Pisante, M. (2019). Sustainable soil management. *Innovations in Sustainable Agriculture*, 105–131.

[https://doi.org/10.1007/978-3-030-23169-9\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-030-23169-9_5)

Sun, Y., Liu, F., Bendevis, M., Shabala, S., y Jacobsen, S. (2013). Sensitivity of two quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) varieties to progressive drought stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 200, 12-23 <https://doi.org/10.1111/jac.12042>

Tyree, M., y Hammel, H. (1972). The Measurement of the Turgor Pressure and the Water Relations of Plants by the Pressure-bomb Technique. *Journal of Experimental Botany*, 23(1), 267–282.

<https://doi.org/10.1093/jxb/23.1.267>

Yadav, O. (2008). Performance of landraces, exotic elite populations and their crosses in pearl millet (*Pennisetum glaucum*) in drought and non-drought conditions. *Plant Breeding*, 127(2), 208–210.

<https://doi.org/10.1111/J.1439-0523.2007.01467.X>

Zivcak, M., Brestic, M., y Sytar, O. (2016). Osmotic adjustment and plant adaptation to drought stress. *Drought Stress Tolerance in Plants, Vol 1: Physiology and Biochemistry* (pp. 105–143). Springer International Publishing.

[https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4_5)



### Apéndice II

Efecto de la interacción de los factores riego y genotipo sobre el largo de panojas en el cultivo de amaranto en Longotoma.

Riego (% ETc)	Genotipo	Largo de Panojas (m)
0%	AMT	0,25 c
	CB-01	0,36 ab
50%	AMT	0,29 bc
	CB-01	0,35 ab
100%	AMT	0,40 a
	CB-01	0,35 ab

Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas según prueba LSD Fisher ( $p < 0,05$ ;  $n = 4$ ).

### Apéndice III

Efecto del factor genotipo sobre la biomasa de hojas ( $\text{kg ha}^{-1}$ ) en plantas de amaranto en Alhué.

Genotipo	Biomasa Hojas ( $\text{kg ha}^{-1}$ )
AMT	1.300 a
CB-01	1.120 b

Letras diferentes en la misma columna indican diferencias estadísticamente significativas según prueba LSD Fisher ( $p < 0,05$ ;  $n = 24$ ).

### Apéndice IV

Efectos de la interacción tiempo x riego sobre las variables biomasa de tallos, biomasa de hojas, biomasa de panojas y biomasa aérea total en plantas de amaranto en Alhué.

Tiempo (DDS)	Riego (%ETc)	Biomasa	Biomasa	Biomasa	Biomasa
		Tallos	Hojas	Panojas	Aérea Total
(kg ha <sup>-1</sup> )					
56	0%	2.178 fg	1.129 bcd	92 g	3.399 de
	50%	1.859 g	1.035 bcd	68 g	2.973 e
	100%	2.317 efg	1.079 bcd	94 g	3.491 de
71	0%	3.764 bc	1.304 bc	993 e	6.061 c
	50%	4.265 b	1.749 a	1.369 d	7.383 b
	100%	5.118 a	2.050 a	1.971 c	9.139 a
92	0%	2.757 def	-	918 ef	-
	50%	3.206 cde	-	3.566 b	-
	100%	4.542 ab	-	5.639 a	-
104	0%	2.132 g	1.050 cd	771 f	3.954 d
	50%	2.160 fg	869 d	3.281 b	6.311 c
	100%	3.282 cd	1.336 b	5.632 a	10.025 a

Letras diferentes en la misma columna indican diferencias estadísticamente significativas según prueba LSD Fisher ( $p < 0,05$ ;  $n = 8$ ). DDS: días después de siembra.

### Apéndice V

Efecto de la interacción tiempo x genotipo sobre la biomasa de panojas y la biomasa aérea total en plantas de amaranto en Alhué.

Tiempo (DDS)	Genotipo	Biomasa Panojas	Biomasa Aérea Total
		(kg ha <sup>-1</sup> )	
56	AMT	83 d	3.540 c
	CB-01	86 d	3.034 c
71	AMT	1.224 c	7.519 a
	CB-01	1.665 b	7.536 a
92	AMT	3.452 a	-
	CB-01	3.296 a	-
104	AMT	3.398 a	7.509 a
	CB-01	3.059 a	6.167 b

Letras diferentes en la misma columna indican diferencias estadísticamente significativas según prueba LSD Fisher ( $p < 0,05$ ;  $n = 8$ ). DDS: días después de siembra.

### Apéndice VI

Efecto del factor riego sobre el largo de panojas (m) en plantas de amaranto en Alhué.

Riego (% ETc)	Largo de Panojas (m)
0%	0,11 c
50%	0,34 b
100%	0,45 a

Letras diferentes en la misma columna indican diferencias estadísticamente significativas según prueba LSD Fisher ( $p < 0,05$ ;  $n = 8$ ).

### Apéndice VII

Coefficientes de la matriz de correlaciones para las variables evaluadas; signos positivos indican correlación directa, signos negativos indican correlación inversa.

	$\Psi_{OTM}$	$\Psi_{PPT}$	$\varepsilon$	B. Tallos	B. Hojas	B. Panojas	B. Total	Cobertura	Rendimiento	AFE
$\Psi_{OTM}$	1,00									
$\Psi_{PPT}$	0,98*	1,00								
$\varepsilon$	-0,89*	-0,84*	1,00							
B. Tallos	0,17	0,20	-0,03	1,00						
B. Hojas	0,21	0,23	-0,16	0,65*	1,00					
B. Panojas	0,50*	0,53*	-0,39*	0,26	0,18	1,00				
B. Total	0,42*	0,46*	-0,28	0,81*	0,68*	0,75*	1,00			
Cobertura	0,72*	0,74*	-0,54*	0,23	0,27	0,65*	0,55*	1,00		
Rendimiento	0,69*	0,70*	-0,55*	0,44*	0,57*	0,22	0,49*	0,61*	1,00	
AFE	0,30*	0,31*	-0,15	-0,02	-0,03	-0,04	-0,05	0,15	0,16	1,00

\*: correlación estadísticamente significativa ( $p < 0,05$ ).