

EFECTO FISIOLÓGICO DE LA DISPONIBILIDAD DE AGUA Y NITRÓGENO EN PLANTAS DE GUAYABA †

PHYSIOLOGICAL EFFECT OF WATER AND NITROGEN AVAILABILITY ON GUAVA PLANTS

Luis Alfredo Rodríguez-Larramendi^{1*}, Miguel Ángel Salas-Marina¹, Vidal Hernández-García¹, Rady Alejandra Campos-Saldaña¹, Wel Olvein Cruz-Macías¹, Malqui de la Cruz-Morales¹, Alder Gordillo-Curiel¹ and Francisco Guevara-Hernández²

¹ Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Facultad de Ingeniería, Sede Villa Corzo. Cuerpo Académico Agroforestería y Desarrollo Rural. Carretera a Monterrey, Km 3.0 CP 30520, Chiapas, México. Email: alfredo.rodriguez@unicach.mx, miguel.salas@unicach.mx, vidal.hernandez@unicach.mx, rady.campos@unicach.mx, wel.cruz@unicach.mx, alder.gordillo@unicach.mx, ² Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad Autónoma de Chiapas, Cuerpo

Académico Agroforestería Pecuaria. Carretera Ocozocoautla-Villaflores Km. 84.5, C.P.30470 Villaflores, Chiapas, México, Chiapas, México. Email: francisco.guevara@unach.mx

* Corresponding author

SUMMARY

Background: The water deficit and the low availability of nutrients are factors that limit the growth and productivity of cultivated plants. Objective: To evaluate the effect of nitrogen and water availability on growth, chlorophyll concentration and photosynthetic efficiency of guava plants (Psidium guajava L. var. cuban red dwarf). Methodology: A completely randomized experiment with bifactorial arrangement was designed under greenhouse conditions. Factor A was composed by two levels of nitrogen availability (N1: 1.0 g of nitrogen per plant, N0: no nitrogen application) and factor B by two levels of water availability (A₄₀₀: 400 mL of water every three days and A₂₀₀: 200 mL of water every three days). Results: Indicators of photosynthetic structure gain (leaves and branches per plant) were more sensitive to water and nitrogen availability from the early stages of plant development, showing the highest values in treatments with higher nitrogen supply, regardless of water availability. Stem growth was higher in the treatments with higher nitrogen and water supply at 80 ddt, similar to that observed in leaf growth and branch emission, regardless of water availability. Implications: The findings found provide new knowledge about the plasticity of cuban red dwarf guava to the conditions of water and nitrogen availability contrasting with the conditions of the experimental site. Conclusions: Guava plants respond to nitrogen and water limitations in the substrate, increasing root growth as a survival strategy in environments with scarce soil resources, while floods with higher water and nitrogen availability increase their assimilation capacity, proportionally to the chlorophyll content.

Key words: Psidium guajava L.; water availability; mineral nutrition.

RESUMEN

Antecedentes: El déficit hídrico y la baja disponibilidad de nutrientes, son factores limitantes del crecimiento y la productividad de las plantas cultivadas. Objetivo: Evaluar el efecto de la disponibilidad de nitrógeno y agua en el crecimiento, la concentración de clorofilas y la eficiencia fotosintética de plantas de guayaba (Psidium guajava L. var. Enana roja cubana). Metodología: Se diseñó un experimento completamente al azar con arreglo bifactorial en condiciones de invernadero. El factor A estuvo compuesto por dos niveles de disponibilidad de nitrógeno (N₁: 1,0 g de nitrógeno por planta, N₀: sin aplicación de nitrógeno) y el B por dos niveles de disponibilidad de agua (A₄₀₀: 400 mL de agua cada tres días y A_{200} : 200 mL de agua cada tres días). **Resultados**: Los indicadores de la ganancia de estructuras fotosintéticas (hojas y ramas por planta) fueron más sensibles a la disponibilidad de agua y nitrógeno desde las fases tempranas de desarrollo de la planta, mostrando los mayores valores en los tratamientos con mayor suministro de nitrógeno, independientemente de la disponibilidad de agua. El crecimiento del tallo fue mayor en los tratamientos con mayor suministro de nitrógeno y agua a los 80 ddt, similar a lo observado en el crecimiento foliar y la emisión de ramas, independientemente de la disponibilidad de agua, **Implicaciones:** Los hallazgos encontrados aportan nuevos conocimientos sobre la plasticidad de la guayaba enana roja cubana a las condiciones de disponibilidad de agua y

1

[†] Submitted July 1, 2020 - Accepted November 30, 2020. This work is licensed under a CC-BY 4.0 International License. ISSN: 1870-0462.

nitrógeno contrastantes para las condiciones del sitio experimental. **Conclusiones**: Las plantas de guayaba responden a las limitaciones de nitrógeno y agua en el sustrato, aumentando el crecimiento de las raíces como estrategia de supervivencia en ambientes de escasez de recursos en el suelo, mientras que las crecidas con mayor disponibilidad hídrica y de nitrógeno aumentan su capacidad de asimilación, proporcionalmente al contenido de clorofilas.

Palabras clave: Psidium guajava L.; disponibilidad de agua; nutrición mineral.

INTRODUCCIÓN

La guayaba (*Psidium guajava* L.) se considera la fruta más preciadas del género *Psidium* y una de las más valiosas del trópico (Ramos *et al.*, 2013). Es una especie nativa de américa tropical continental, perteneciente a la familia *Myrtaceae* (IIFT, 2011). Posee excelentes cualidades nutricionales (Dussán *et al.*, 2015), que la convierten en la "manzana del trópico" y "super fruta" por sus ricos valores nutracéuticos (Maji *et al.*, 2015), siendo la única fruta que contiene hasta 16 vitaminas, ocupando el tercer lugar en contenido de vitamina C (Fischer *et al.*, 2012).

A nivel mundial se destacan como los mayores países productores, Brasil, Colombia, Perú, Ecuador, India, Sudáfrica, Estados Unidos, México, Filipinas, Venezuela, Costa Rica, Cuba y Puerto Rico (Dussán *et al.*, 2015). En México la guayaba es uno de los principales frutales cultivados, con una superficie de 23,000 ha y una producción media anual de 137,000 t (SIAP, 2018; Vargas-Madriz *et al.*, 2018).

La variedad de guayaba "Enana roja cubana" goza de gran aceptación popular en Cuba por lo que forma parte de las estrategias de producción de frutas del país (Ramos *et al.*, 2013). Sin embargo, en México, al menos en la región sur, no existen estudios del comportamiento fisiológico de esta variedad frente a condiciones de déficit hídrico y disponibilidad de nutrientes en el suelo que permitan recomendar su introducción en los esquemas de producción del sureste mexicano, ya sea como monocultivo o como parte de sistemas agroforestales.

El déficit hídrico es uno de los factores ambientales que más afecta el crecimiento y desarrollo de las plantas (Davies y Zhang, 1991; Comstock, 2002; Moreno, 2009). Bajo condiciones de estrés hídrico, el crecimiento disminuye de manera proporcional a la severidad y a la magnitud de la condición de estrés y, si el estrés no es letal y se mantiene estable por un tiempo, la planta se puede recuperar (Veselov *et al.*, 1992; Chazen y Neumann, 1994; Skirycz *et al.*, 2011).

El estrés hídrico es la respuesta fisiológica de las plantas al déficit de agua en el suelo, y afecta el equilibrio entre la transpiración y la absorción de agua (Girón *et al.*, 2015), cuyo efecto se agrava cuando la nutrición de las plantas no es la adecuada. Se ha demostrado que cuando las plantas se someten a estrés hídrico, se afecta la fotosíntesis al aumentar

considerablemente la resistencia estomática (Cornic, 1994). En condiciones muy severas, puede causar disfunciones en el centro de reacción de los fotosistemas (Matthews y Boyer, 1984) y en las reacciones sucesivas del transporte electrónico (Bjorkman y Powles, 1984), alterar la fotofosforilación (Younis *et al.* 1979, Wise *et al.* 1990) y el funcionamiento de diversas enzimas que participan en la fijación de carbono (Vu y Yelenosky, 1998).

Las plantas en general requieren elementos esenciales que les permitan completar su ciclo vegetal de forma óptima, como lo son el carbono, hidrógeno y oxígeno que provienen del aire y el agua, y a su vez conforman el 95% de la masa seca de los tejidos vegetales. Además, requieren minerales esenciales los cuales deben ser proporcionados de forma exógena de acuerdo con el balance requerimiento – suministro de nutrientes, demandando macronutrientes (N, P, K, Mg, Ca y S) y micronutrientes (Cl, Fe, B, Mn, Zn, Mo) (Taiz et al., 2017).

En particular, el nitrógeno es un elemento que las plantas necesitan en grandes cantidades. Forma parte constituyente de la célula vegetal, incluidas las clorofilas, aminoácidos y los ácidos nucleicos. Su deficiencia provoca significativas disminuciones en el crecimiento de las plantas y si esta persiste, muchas plantas muestran síntomas de clorosis, especialmente en las hojas maduras (Taiz *et al.*, 2017).

Dussán *et al.* (2015) demostraron que el nutriente más limitante para el crecimiento y la acumulación de masa seca en plantas de guayaba en fase de vivero (10 meses de edad) fue el nitrógeno, ya que su deficiencia afectó la emisión de hojas, el área foliar y la acumulación de masa seca en las plantas. Estos mismos autores, encontraron que el efecto de la carencia total de nutrientes en fase de vivero retrasó el crecimiento foliar, pero no condujo a la muerte de estas (Dussán et al., 2015), y concluyeron que en respuesta a los elementos carenciales, las plantas de guayaba respondieron con la redistribución diferencial de la masa seca hacia diferentes órganos, aumentando la acumulación de la masa seca en raíces, seguida por las hojas y finalmente en el tallo.

Teniendo en cuenta estos antecedentes y la necesidad de generar nuevos conocimientos sobre el comportamiento fisiológico de esta especie se realizó esta investigación con el objetivo de estudiar el efecto de la disponibilidad de agua y nitrógeno en el crecimiento, concentración de clorofilas y la eficiencia fotosintética en plantas de guayaba en condiciones semi-controladas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localización

La investigación se llevó a cabo en el área experimental del campus Villa Corzo de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, durante los meses de febrero a mayo de 2018, en las coordenadas 16° 10′ 59.88″ N y 93° 16′ 0.12″ O a una altitud de 580 msnm. Los valores promedio de las variables micro climáticas del sitio de estudio se muestran en la Tabla 1, las cuales se registraron durante el tiempo que duró el experimento. Las mediciones de la densidad del flujo fotónico fotosintético se realizaron desde las 07:00 hasta las 18:00 horas, a intervalos de 15 minutos, con un sensor de radiación fotosintéticamente activa (Quantun Flux, Apogee Instruments). En igual período de tiempo se registraron la temperatura diurna del aire (°C) y la humedad relativa del aire (HR, %) con una micro estación meteorológica WatchDog 1000 Series (Spectrum® technologies, Inc.).

Material vegetal

Se seleccionaron y trasplantaron plantas de guayaba ($Psidium\ guajava\ L$. variedad enana roja cubana) de dos meses de sembradas ($7\pm1.0\ cm$ de altura), en un sustrato compuesto por $peat\ moss$ (pH: 5.5, CE: 0.1 ms/cm, materia orgánica: 98.2% (muestra seca), 45.9% muestra sin secar), en macetas de 2.0 L de capacidad.

Diseño experimental

Se utilizó un diseño experimental completamente al azar con arreglo bifactorial, donde el factor A estuvo compuesto por dos niveles de disponibilidad de nitrógeno (N_0 y N_1), usando urea como fertilizante y el factor B por dos niveles de disponibilidad de agua (A_{400} y A_{200}) (Tabla 2), con 20 repeticiones. Cada unidad experimental estuvo compuesta por una planta por maceta.

El experimento se desarrolló en un invernadero de estructura metálica de seis metros de largo por tres

metros de ancho y 2.5 m de alto, cubierto de plástico de color blanco con 25 % de sombra y protección de rayos UV.

Las dosis de agua utilizada se calcularon a través del método gravimétrico de acuerdo con Gardner (1986). Para ello se seleccionaron cinco macetas con sustrato a las cuales se les aplicó agua hasta que comenzaron a drenar. Posteriormente se dejaron durante tres días en reposo hasta que dejaran de drenar toda el agua y se calculó el contenido de humedad considerada como la capacidad de campo, lograda con la aplicación de 400 mL de agua. Durante el tiempo que duró el experimento se realizaron riegos cada tres días aplicando 400 y 200 mL de agua.

Variables y muestreos

A los 34 y 80 días después del trasplante (ddt), se seleccionaron siete plantas por tratamientos a las cuales se les midió la altura (AP, cm), diámetro del tallo (DT, mm), hojas por planta (HP), área foliar por planta (AFP, cm²), la cantidad de ramas secundarias emitidas por plantas (RP) y la longitud de la raíz (LR). La AP y la LR se midieron con una regla milimetrada. El área foliar se determinó con un escáner portátil CI-200 (Bioscience ®).

Acumulación de biomasa

Las plantas seleccionadas se lavaron cuidadosamente con agua y se separaron en raíz, tallo, hojas y se colocaron por separado en bolsas de papel en una estufa a 80° C durante 72 horas y pesadas en una balanza analítica Sartorius ®. Este procedimiento se repitió a los 34 y 80 ddt y de acuerdo con el procedimiento descrito por Pérez *et al.* (2016).

Índices de crecimiento

Con los datos de masa seca total de la planta y el área foliar de siete plantas por tratamientos en cada muestreo se calculó la eficiencia fotosintética a través de la tasa de asimilación neta (TAN), así como la tasa absoluta de crecimiento (TAC), tasa relativa de crecimiento (TRC), de acuerdo con Hunt (1990) y la razón raíz/parte aérea como el cociente de la masa seca de la raíz y la masa seca de la parte aérea, de acuerdo con el procedimiento descrito por Pérez *et al.* (2016).

Tabla 1. Valores diurnos del microclima en el sitio durante el período que duró la investigación.

Variables	Media	Mínimo	Máximo	Error estándar
Radiación PAR (μmol m ⁻² s ⁻¹)	1075.66	0.00	2151.00	49.89
Temperatura diurna (°C)	32.84	14.39	44.56	0.41
HR (%)	51.44	30.30	77.90	0.79

Contenido de clorofilas totales

En siete plantas por tratamientos se tomaron registros de clorofilas totales (cl a + b) en dos hojas de la parte media de cada planta. Este procedimiento se realizó a los 34 y 80 ddt, con un medidor portátil de clorofilas MC-100 (Apogee ®) colocando el sensor en la parte media de la hoja, evitando las nervaduras con el objetivo de lograr mediciones más precisas homogéneas.

Tabla 2. Descripción de los tratamientos de nutrición nitrogenada y régimen hídrico.

Tratamientos	Descripción			
N ₀ -A ₄₀₀	Sin aplicación de nitrógeno y			
	400 mL de agua por macetas.			
N_0 - A_{200}	Sin aplicación de nitrógeno y			
	200 mL de agua por macetas.			
N_1 - A_{400}	1.0 g de N y			
	400 mL de agua por macetas.			
N_1 - A_{200}	1.0 g de N y			
	200 mL de agua por macetas.			

Análisis estadísticos

Se realizaron análisis de varianza bifactorial y cuando se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (p \leq 0.05) se aplicó la prueba de comparación de medias de Tukey (p \leq 0.05). Previamente se comprobó el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza a través de la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Los

análisis se realizaron para cada muestreo por separado usando el software STATISTICA.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La respuesta de las plantas de guayaba a la aplicación de nitrógeno y la disponibilidad de agua dependió de la ontogenia del cultivo, observándose mayor consistencia en su efecto a los 80 ddt. La aplicación de nitrógeno y la disponibilidad de agua a los 34 ddt no influyeron significativamente ($p \le 0.05$) en la altura de las plantas (AP), diámetro del tallo (DT) y longitud de la raíz (LR) ni el área foliar por plantas (Tabla 3). Sin embargo, la formación de hojas (HP) fue significativamente superior en el tratamiento con nitrógeno y mayor disponibilidad de agua (N₁-A₄₀₀), mientras que la formación de ramas secundarias (RP) fue significativamente mayor en los tratamientos con nitrógeno, independientemente de la disponibilidad de agua en el suelo (N₁-A₄₀₀ y N₁-A₂₀₀) (Tabla 3).

Las variables de crecimiento que constituyen indicadores de la ganancia de estructuras fotosintéticas como son formación de hojas (HP) y ramas por plantas (RP) (Villamizar *et al.*, 2012) fueron más sensibles a la disponibilidad de agua y nitrógeno a los 34 ddt (Tabla 3). Estos resultados demuestran que la respuesta de las plantas a los factores abióticos depende de su estadio de desarrollo (Valladares, 2004), y que para el caso de las hojas producidas por plantas fueron superiores en los tratamientos con fertilización nitrogenada desde los 34 ddt hasta los 80 ddt, en comparación con los obtenidos por Vilchez *et al.* (2015) quienes registraron a los 28 días después del trasplante plantas de guayaba Enana roja cubana con 23 hojas.

Tabla 3. Efecto de la disponibilidad de agua y nitrógeno en el crecimiento de plantas de guayaba en condiciones semicontroladas a los 34 y 80 ddt.

Tratamientos	AP (cm)	DT (mm)	HP	RP	AFP (cm ²)	LR (cm)	
Trataimentos	34 ddt						
N ₀ -A ₄₀₀	20.58	2.70	17.75 с	2.00 b	150.24	21.88	
N_0 - A_{200}	20.88	2.73	17.75 c	0.74 b	141.16	20.75	
N_1 - A_{400}	22.28	2.93	28.25 a	8.50 a	197.49	19.13	
N_1 - A_{200}	19.25	2.63	20.25 b	11.25a	142.16	19.25	
Error estándar	1.22 ns	0.21 ns	3.22 *	1.84 *	31.56 ns	1.76 ns	
		80 ddt					
N_0 - A_{400}	37.50 a	4.20 b	27.25 b	0.25 b	270.48 b	29.23.a	
N_0 - A_{200}	37.25 a	4.40 b	25.25 b	0.00 b	246.47 b	30.00 a	
N_1 - A_{400}	41.00 a	5.83 a	78.50 a	7.75 a	783.85 a	28.15 a	
N_1 - A_{200}	32.25 b	4.50 b	77.00 a	6.75 a	632.28 a	22.50 b	
Error estándar	1.15 *	0.24 *	2.02 *	1.66 *	41.39 *	1.11 *	

ns: Sin diferencias estadísticas significativas, * diferencias estadísticas significativas para $p \le 0.05$.

A los 80 ddt, las plantas mostraron significativamente menor AP en el tratamiento con fertilización nitrogenada y sometidas a menor disponibilidad de agua (Tabla 3), en comparación con el resto de los tratamientos y superiores a los obtenidos por Vílchez et al. (2015). Se observó un patrón de respuesta similar para las plantas fertilizadas con nitrógeno independientemente de la disponibilidad de agua, siendo las plantas con mayor disponibilidad de nitrógeno, con alta y baja disponibilidad de agua, las que mayor desarrollo foliar mostraron, caracterizadas por mayor formación de hojas (HP), ramas (RP) y mayor área foliar por planta (AFP). El diámetro del tallo (DT) fue significativamente mayor en los tratamientos con mayor disponibilidad de nitrógeno y agua (N_1 - A_{400}).

A pesar de que el déficit hídrico afecta significativamente el crecimiento foliar, reflejado principalmente en la limitación específica de la expansión foliar (Moreno, 2009), los resultados mostrados en esta investigación demuestran que fue más relevante el suministro de nitrógeno en el crecimiento foliar de las plantas de guayaba. Es muy probable que las diferencias en la disponibilidad de agua entre los tratamientos con nitrógeno y con mayor y menor disponibilidad de agua no llegaron a provocar condiciones de estrés hídrico irreversible que redundara en una afectación significativa del crecimiento foliar. Esto, sin dejar de considerar que aunque el área foliar es importante, pues de ella depende la fotosíntesis, una rápida expansión foliar puede afectar negativamente la adaptación a la poca disponibilidad de agua, probablemente debido a la pérdida de agua por transpiración (Moreno, 2009).

También se ha demostrado que la disponibilidad de agua afecta la relación entre el crecimiento de la parte aérea y la raíz; esta última continúa su crecimiento mientras que la parte aérea deja de crecer por causa del estrés. De esta forma, las plantas son capaces de continuar el desarrollo de sus raíces en búsqueda de agua en zonas más profundas del suelo (Potters *et al.*, 2007; Shao *et al.*, 2008).

Generalmente los caracteres asociados al forrajeo del factor luz disminuyeron con la restricción del agua en el suelo, con un patrón similar al reportado por Camargo y Rodríguez (2006), para plantas de las especies Lippia alba y Lippia origanoides sometidas a un gradiente de disponibilidad de agua en el suelo. Esto se debe a que durante el déficit hídrico, las plantas disminuyen el contenido de agua en las células, causando una reducción del volumen celular y la pérdida de turgencia, afectando a los procesos de expansión foliar y con la consecuente disminución del área foliar (Taiz et al., 2017). Esto no coincide totalmente con los resultados encontrados en esta investigación, pues las plantas de guayaba mostraron un mayor crecimiento vegetativo y foliar a mayor disponibilidad de nitrógeno independientemente de la disponibilidad de agua, al menos para las cantidades suministradas en este experimento; mientras que las plantas con mayor disponibilidad de nitrógeno y agua desarrollaron tallos de mayor diámetro (DT) que el resto de los tratamientos.

Tabla 4. Efecto de la disponibilidad de agua y nitrógeno en la distribución de biomasa de plantas de guayaba en condiciones semicontroladas.

Tratamientos	MSH (g)	MST (g)	MSR (g)	MSP (g)	Razón raíz/parte aérea	AFE (cm2 g-1)	RAF (cm ² g ⁻¹)	
34 ddt						_		
N ₀ -A ₄₀₀	1.09	0.51	1.26 a	2.86 a	0.82 ab	150.67	52.59 b	
N_0 - A_{200}	0.73	0.52	1.20 a	2.46 a	1.03 a	208.78	58.06 b	
N_1 - A_{400}	1.06	0.53	0.96 ab	2.55 a	0.62 ab	188.56	75.73 a	
N_1 - A_{200}	0.83	0.41	0.62 b	1.86 b	0.49 b	177.51	75.37 a	
Error estándar	0.12 ns	0.06 ns	0.13 *	0.18 *	0.33 *	35.81 ns	10.45 *	
80 ddt								
N_0 - A_{400}	2.13 c	1.77 b	3.16 a	7.06 b	0.81 a	128.03 ab	38.69 b	
N_0 - A_{200}	2.17 c	1.76 b	2.95 a	6.87 b	0.75 a	115.67 b	36.91 b	
N_1 - A_{400}	5.77 a	3.26 a	3.60 a	12.63 a	0.40 b	135.36 ab	61.99 a	
N_1 - A_{200}	4.41 b	1.94 b	1.86 b	8.21 b	0.29 c	143.83 a	77.75 a	
Error estándar	0.23 *	0.19 *	0.21 *	0.49 *	0.024 *	7.99 *	4.89 *	

ns: Sin diferencias estadísticas significativas, * diferencias estadísticas significativas para p ≤ 0.05 .

MSH: masa seca de las hojas, MST: masa seca el tallo, MSR: masa seca de la raíz, AFE: área foliar específica, RAF: razón de área foliar.

Sin embargo, la longitud de la raíz (LR), mostró un patrón de crecimiento diferente del resto de las variables, al ser las raíces más largas en los tratamientos con menor disponibilidad de nitrógeno (N_0 - A_{400} y N_0 - A_{200}), siendo significativamente menor en el tratamiento con nitrógeno y menor disponibilidad de agua (Tabla 3).

El área foliar específica, no se modificó por los tratamientos a los 34 ddt. A los 80 ddt, este indicador fue estadísticamente superior en las plantas con mayor disponibilidad de nitrógeno y menor suministro de agua y menor en las plantas sin nitrógeno con menor suministro de agua (Tabla 4). La razón de área foliar (RAF) fue significativamente superior en las plantas con mayor disponibilidad de nitrógeno, independientemente de la disponibilidad de agua.

La asignación de biomasa hacia las hojas y el tallo no se diferenció estadísticamente entre tratamientos hasta los 80 ddt, mientras que la biomasa de la raíz y de la planta fue mayor a los 34 ddt en los tratamientos sin nitrógeno, independientemente de la disponibilidad de agua, y con nitrógeno y mayor disponibilidad de agua (Tabla 4).

La asignación diferenciada de biomasa a los distintos órganos de la planta correspondió con una mayor relación raíz/parte aérea en el tratamiento sin disponibilidad de nitrógeno y con baja disponibilidad de agua (N_0-A_{200}) ; por otra parte, el menor valor se observó en el tratamiento con nitrógeno y menor disponibilidad de agua (N_1-A_{200}) . Lo anterior corrobora que las plantas en situaciones de estrés modifican el patrón de asignación de biomasa hacia los órganos expuestos a menor disponibilidad agua y nutrientes (Agren y Franklin, 2003).

Tanto a los 34 como a los 80 días después del trasplante, la concentración de clorofilas fue significativamente mayor en los tratamientos con nitrógeno, independientemente de la disponibilidad de agua (Figura 1). Lo anterior estuvo significantemente relacionado con la eficiencia fotosintética, debido al incremento de la tasa de asimilación neta (TAN) conforme se incrementó el contenido de clorofilas en las hojas (Figura 2). Estos resultados demuestran el efecto del nitrógeno en la síntesis de clorofilas y coinciden con Álvaro-Rincón y Ligarreto (2010) quienes afirman que la clorofila en la hoja está estrechamente relacionada con la concentración de N y por lo tanto refleja el estado nutricional con respecto a este importante nutriente. El nitrógeno es necesario para la síntesis de la clorofila y como parte de esta molécula, está involucrado en el proceso de la fotosíntesis (Taiz et al., 2017). Cantidades adecuadas de nitrógeno en la planta, producen hojas de color verde oscuro debido a que estas tienen alta concentración de clorofila.

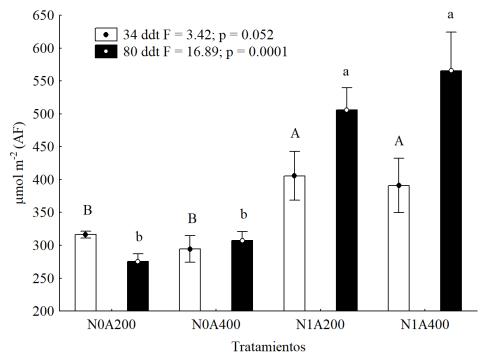


Figura 1. Efecto de la disponibilidad de nitrógeno y agua en plantas de guayaba en la concentración de clorofilas en condiciones semicontroladas a los 34 y 80 ddt. Letras diferentes en las barras y para cada momento de muestreo indican diferencias significativas para $p \le 0.05$.

Por otra parte, los resultados demuestran que la clorofila está involucrada en la síntesis de moléculas que influyen en el crecimiento celular, por lo que es un indicador clave del estado fisiológico de la planta, reflejado en su capacidad fotosintética, la productividad y nivel de estrés, entre otros aspectos (Richardson *et al.*, 2002; Umazi *et al.*, 2016).

De acuerdo con los resultados que se transcriben en la Figura 2, la eficiencia fotosintética de las plantas de guayaba estuvo significativamente relacionada con una mayor síntesis de clorofilas en los cloroplastos. Tanto a los 34 (Figura 2 A) como a los 80 ddt (Figura 2B), el 36 y 43 % de los incrementos en la TAN se debieron a una mayor acumulación de clorofilas en las hojas. Estos resultados están relacionados con la TAN observada en los tratamientos sin aplicación de nitrógeno (Figura 3 A) contrariamente a lo observado en el tratamiento con nitrógeno y mayor disponibilidad de agua (N_1 - A_{400}), seguido del tratamiento con nitrógeno y menor disponibilidad de agua (N_1 - A_{200}), los cuales reflejaron menor eficiencia fotosintética.

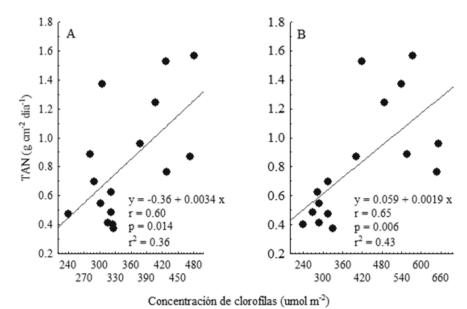


Figura 2. Relación entre TAN y la concentración de clorofilas a los 34 (A) y 80 (B) días después del trasplante en plantas de guayaba en condiciones semicontroladas.

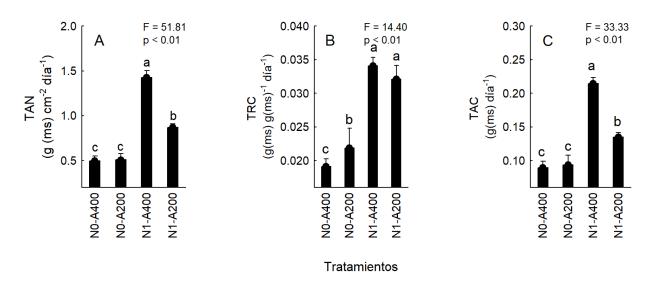


Figura 3. Efecto de la disponibilidad de agua y nitrógeno en la TAN (A), TRC (B) y TAC (C) plantas de guayaba en condiciones semicontroladas. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \le 0.01$).

Un incremento en la concentración de pigmentos fotosintéticos conduce, tal y como lo reportan Villalobos-González *et al.* (2016), a una mejor capacidad para captar la energía lumínica, con lo que se podría maximizar el proceso fotosintético y, eventualmente, expresarlo con un crecimiento más rápido en condiciones naturales (Richardson *et al.*, 2002; Rakocevic *et al.*, 2005; Ávila, 2013; Díaz, 2014; Ávila *et al.*, 2015). Además, según Umazi *et al.* (2016) los árboles con mayor contenido de clorofila foliar muestran mayor crecimiento.

El incremento en los índices de crecimiento de las plantas de guayaba sometidas a mayor disponibilidad de nitrógeno y de agua, corrobora los resultados encontrados por Rimski-Korsakov *et al.* (2015) quienes reportaron que en ausencia de estrés hídrico las plantas fueron el principal destino del fertilizante (47 % del N suministrado). Las plantas estresadas hídricamente, al tener una baja eficiencia de recuperación del fertilizante, dejaron una mayor cantidad de N proveniente del fertilizante en el suelo.

La mayor asignación de biomasa hacia las raíces refuerza la hipótesis que indica que la disponibilidad de nitrógeno en el suelo, especialmente iones como el nitrato, en bajas concentraciones son activadores del desarrollo radicular y tienen un efecto inhibitorio cuando las concentraciones son altas (Crawford y Forde, 2002; Antolinez-Delgado y Rodríguez, 2008). Como consecuencia, se incrementaría la asignación de recursos al sistema radicular generando una mayor superficie de captación cuando un recurso es limitante (Agren y Franklin, 2003).

CONCLUSIONES

Los indicadores de la ganancia de estructuras fotosintéticas como son emisión de hojas (HP) y ramas por plantas (RP) fueron más sensibles a la disponibilidad de agua y nitrógeno desde las fases tempranas de desarrollo de la planta, mostrando los mayores valores en los tratamientos con mayor suministro de nitrógeno, independientemente de la disponibilidad de agua. Las plantas de guayaba responden a las limitaciones de nitrógeno y agua en el sustrato, aumentando el crecimiento de las raíces como estrategia de supervivencia en ambientes de escasez de recursos en el suelo, mientras que las crecidas con mayor disponibilidad hídrica y de nitrógeno aumenta su capacidad de asimilación, proporcionalmente al contenido de clorofilas totales.

Financiamiento. El artículo es producto de una investigación realizada sin financiamiento externo

Declaración de conflicto de intereses. No existen conflictos de intereses.

Cumplimiento de estándares éticos. La investigación no incluyó estudios en seres humanos por lo tanto no se requirió someterlo a revisiones para la verificación de su cumplimiento.

Disponibilidad de datos. Datos disponibles, ante solicitud razonable del autor responsable (alfredo.rodriguez@unicach.mx)

REFERENCIAS

- Agren, G.I., Franklin, O. 2003. Root: shoot ratios, optimization and nitrogen productivity. Annals of Botany, 92(6), 795–800. doi: 10.1093/aob/mcg203
- Álvaro-Rincón, C. A., Ligarreto, G.A. 2010. Relación entre nitrógeno foliar y el contenido de clorofila, en maíz asociado con pastos en el Piedemonte Llanero colombiano. Revista Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria, 11(2):122-128.
- Antolínez-Delgado, C., Rodríguez-López, N. 2008. Plasticidad fenotípica en *Lippia alba* y *Lippia origanoides* (Verbenaceae): respuesta a la disponibilidad de nitrógeno. Acta Biológica Colombiana, 13(1), 53-64. http://hdl.handle.net/123456789/30317
- Ávila, A.C. 2013. Selección temprana de clones de *Gmelina arborea* Roxb con base en su comportamiento fisiológico en vivero *versus* plantación, en el Pacífico Sur de Costa Rica. Tesis de Maestría. Escuela de Ingeniería Forestal. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica.126 p.
- Ávila, A.C., Murillo, G.O., Arias, A.D., Flores, H.D., Aguilar, C.R., Hernández, C.W. 2015. Photosynthetic behavior of *Gmelina arborea* Roxb genotypes at 15-months-old plantation, South Pacific of Costa Rica. International Journal of Applied Science and Technology 5(4): 79-93.
- Bjorkman, O., Powles, S.B. 1984. Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: Interactions with light levels. Planta (164): 490-504. https://link.springer.com/article/10.1007/BF00

407081

Camargo, I.; Rodríguez, N. 2006. New perspectives to study the biomass allocation and its relationship with the functioning of plants in neotropical ecosystems. Acta Biológica Colombiana, 11, 75-87.

http://www.scielo.org.co/pdf/abc/v11s1/v11s1 a06.pdf

- Chazen, O., Neumann, P.M 1994. Hydraulic signals from the roots and rapid cell-wall hardening in growing maize (*Zea mays* L.) leaves are primary responses to polyethylene glycolinduced water deficits. Plant Physiol 104: 1385-1392. https://doi.org/10.1104/pp.104.4.1385
- Comstock, J. 2002. Hydraulic and chemical signaling in the control of stomatal conductance and transpiration. Journal of Experimental Botany 53, 195–200. https://doi.org/10.1093/jexbot/53.367.195
- Cornic, G. 1994. Drought stress and high effects on leaf photosynthesis. En: Baker, N.R y Bowyer, J.R. (eds) Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field: 297-313. Bios Scientific Publishers Limited, Oxford, United Kingdom.
- Crawford, N.M., Forde, B.G. 2002. Molecular and developmental biology of inorganic nitrogen nutrition; in The arabidopsis book (eds) E Meyerowitz and C Somerville (Rockville, MD: American Society of Plant Biologists) http://www.aspb.org/publications/arabidopsis
- Díaz, C. 2014. Evaluación del dispositivo portátil
 Spad-502 como indicador de la concentración de nitrógeno en plantas de café *Coffea arabica*.
 Tesis de Maestría. Universidad Tecnológica de Pereira. Pereira, Colombia. 103 p.
- Dussán, C., Villegas, V., Miranda, L. 2015. Análisis de crecimiento de árboles de guayaba (*Psidium guajava* L.) var. ICA Palmira II sometidos a deficiencia de N, P, K, Mg, Ca y B en fase de vivero. Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas, 9 (2): 209-221. http://dx.doi.org/10.17584/rcch.2015v9i2.4186
- Fischer, G., Melgarejo, L.M., Miranda, D. 2012. Guayaba. pp. 526-549. En: Fischer, G. (ed). Manual para el cultivo de frutales en el trópico. Produmedios, Bogotá.
- Gardner, W.H. 1986. Water content, in: Klute, A., Campbell, G.S., Jacson, R.D., Mortland, M.M., Nielsen, D.R. (eds.), Methods of Soil Analysis. Part I, ASA and SSSA, Madison, WI, USA, pp. 493–544.
- Girón, I. F., Corell, M., Galindo, A., Torrecillas, E., Morales, D., Dell'Amico, J., Torrecillas, A., Moreno, F. y Moriana, A. 2015. Changes in the physiological response between leaves and fruits during a moderate water stress in table olive trees. Agricultural Water Management, 148, 280-286. Doi: 10.1016/j.agwat.2014.10.024

- Hunt, R. 1990. Plant growth analysis. Quantitative methods. 1st edition, Unwinn Hyman Ltd. London. 500 p.
- IIFT (Instituto de Investigaciones de Fruticultura Tropical). 2011. Instructivo técnico para el cultivo de la guayaba. Instituto de investigaciones de fruticultura tropical, La Habana.
- Maji, S., Das, B.C., Sarkar, S.K. 2015. Efficiency of some chemicals on crop regulation of Sardar guava. Scientia Horticulturae. 188, 66-70. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.03.015
- Matthews, M.A., Boyer, J.S. 1984. Acclimation of photosynthesis to low leaf water potentials. Plant Physiology, 74: 161-166. https://doi.org/10.1104/pp.74.1.161
- Moreno, F.L.P. 2009. Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico. Una revisión. Agronomía Colombiana 27(2), 179-191. http://www.scielo.org.co/img/revistas/agc/v27 n2/v27n2a06.pdf
- Pérez, H.N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H. van der Heijden, M.G.A., Sack Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G. Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C. 2016. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal Botany, 64:4 15-716. https://doi.org/10.1071/BT12225_CO
- Potters, G., Pasternak, T.P., Guisez, Y., Palme, K.J., Jansen, M.A.K. 2007. Stress-induced morphogenic responses: growing out of trouble? Trends Plant Sci. 12(3), 99-105. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.01.004
- Rakocevic, M., Sturion, J.A., Medrado, M.J., Lavoranti, S.O.J., Mosele, S.H., Valduga, A.T. 2005. Propriedades ecofisiológicas e produtivas como ferramenta para melhoramento genético de yerva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.). Pesquisa Florestal Brasileira 51: 109-130. https://pfb.cnpf.embrapa.br/pfb/index.php/pfb/article/view/229
- Ramos, H.L., Arozarena, D.N.J., Lescaille, J.A., García, C.F., Tamayo, A.Y., Castañeda, H.E., Lozano, T.S., Rodríguez, O.G. 2013. Dosis de pectimorf® para enraizamiento de esquejes de guayaba var. Enana Roja Cubana. Revista

- Mexicana de Ciencias Agrícolas, (6): 1093-1105. http://www.scielo.org.mx/pdf/remexca/v4nspe 6/v4spe6a2.pdf
- Richardson, A.D., Duigan, S.P., Berlyn, G.P. 2002. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. New Phytologist 153(1): 185-194. https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00289.x
- Rimski-Korsakov, H., Zubillaga, M.S., Landriscini, M.R., Lavado, R.S. 2015. ¿A dónde va el nitrógeno de la fertilización del maíz cuándo hay estrés hídrico? International Plant Nutrition Institute; Informaciones Agronómicas de Hispanoamérica (IAH); 19; 9-2: 2-4.
- Shao, H.B., Chu, L.Y., Jaleel, C.A., Zhao, C.X. 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. Comptes Rendus Biologies, 331, 215-225. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2008.01.002
- SIAP (Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera de la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación). 2018. Avances de siembras y cosechas. Disponible en: www.siap.gob.mx. (Fecha de consulta: 13-09-2019).
- Skirycz, A., Vandenbroucke, K., Clauw, P., Maleux, K., De Meyer, B., Dhondt, S., Pucci, A., Gonzalez, N., Hoeberichts, F., Tognetti, V.B., Galbiati, M., Tonelli, C., Breusegem, F.V., Vuylsteke, M., Inzé, D. 2011. Survival and growth of *Arabidopsis* plants given limited water are not equal. Nature Biotechnology. 29:212–14. https://www.nature.com/articles/nbt.1800?pag e=6
- Taiz, L., Zeiger, E., Moller, I.M., Murphy, A. 2017. Plant Physiology and Development. 6th Edition, Sinauer Associates, Sunderland, CT.
- Umazi, A., Alyegba, S., Sunday, K. 2016. An assessment of leaf chlorophyll concentration of afforestation tree species in South-Eastern, Nigeria. Journal of Forest and Environmental Science 32(2): 205-21. https://doi.org/10.7747/JFES.2016.32.2.205
- Valladares, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante (2a ed.). Madrid, España: Organismo Autónomo de Parques Nacionales.
- Vargas-Madriz, H., Azuara-Domínguez, A., San Juanlara, J., Ibarra-Cortés, K.H., Grifaldo-Alcántara, P.F., Talavera-Villarreal, A., Tafoya-Rangel, F., Lázaro-Dzul, M.O. 2018.

- Picudo de la guayaba (*Conotrachelus dimidiatus*, Champion) una plaga de importancia económica para el cultivo de guayaba (*Psidium guajava* L.) en México. Rev. Mex. Fitosanidad, 2(3): 25–38.
- Veselov, S.U., Kudoyarova, G.R., Egutkin, N.L., Gyuli-Zade, V.Z., Mustafina, A.R., Kof, E.M. 1992. Modified solvent partitioning scheme providing increased specificity and rapidity of immunoassay for IAA. Physiologia Plantarum 86: 93–96. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1992.tb01316.x
- Vílchez, J., Martínez, L., Albany, N. 2015. Comparación del crecimiento en vivero entre plantas y vitroplantas de guayabo cultivar enana roja cubana EEA-1840. Interciencia 40(4): 270-274. https://www.interciencia.net/wpcontent/uploads/2017/10/270-vilchez.pdf
- Villalobos-González, A., López-Castañeda, C., Miranda-Colín, S., Aguilar-Rincón, V.H., López-Hernández, M.B. 2016. Relaciones hídricas en maíces de Valles Altos de la Mesa Central de México en condiciones de sequía y fertilización nitrogenada. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas 7 (7): 651-1665. http://www.scielo.org.mx/pdf/remexca/v7n7/2 007-0934-remexca-7-07-1651-en.pdf
- Villamizar, J., Rodríguez, N., Fernández, W. 2012. Plasticidad fenotípica en plantas de Lippia dulcis (Verbenaceae) sometidas a déficit hídrico. Acta Biológica Colombiana, 17(2), 363-378. https://revistas.unal.edu.co/index.php/actabiol/article/view/27841#textoCompleto
- Vu, J.V.C., Yelenosky, G. 1988. Water deficit and associated changes in some photosynthetic parameters in leaves of Valencia orange (*Citrus sinensis* L.). Plant Physiology, 88: 375-378. doi: https://doi.org/10.1104/pp.88.2.375
- Wise, R.R., Frederick, J.R., Alm, D.M., Kramer, D.M., Hesketh, J.D., Crofts, A.R., Ort, D.R. 1990. Investigation of the limitations to photosynthesis induced by leaf water deficit in field-grown sunflower (Helianthus annus L.). Plant Cell and Environment, 13: 923-931. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1990.tb01982.x
- Younis, H.M., Boyer, J.S., Govindje, E. 1979. Conformation and activity of chloroplast coupling factors exposed to low chemical potential of water cell. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics. 548: 328-340. https://doi.org/10.1016/0005-2728(79)90139-7