

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EFFECTO DE DIFERENTES DISPONIBILIDADES HÍDRICAS SOBRE
CARACTERÍSTICAS MORFOFISIOLÓGICAS DE *Bidens pilosa***

por

Mario Laureano ARCAUS BORGES

Agustín OSORES MÁRSICO

**Trabajo final de grado
presentado como uno de los
requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

PAYSANDÚ

URUGUAY

2026

Este Trabajo Final de Grado se distribuye bajo licencia
“Creative Commons **Reconocimiento – No Comercial**”.



PÁGINA DE APROBACIÓN

Trabajo final de grado aprobado por:

Director/a:

Ing. Agr. (Mag.) Winnona Saracho

Tribunal:

Ing. Agr. (Mag.) Winnona Saracho

Ing. Agr. (Mag.) Agustina Armand Pílon

Ing. Agr. (Mag.) Mauricio Bustamante

Fecha:

8 de mayo de 2026

Estudiantes:

Mario Laureano Arcaus Borges

Agustín Osoreo Mársico

AGRADECIMIENTOS

A Winnona, por su apoyo que recibimos durante el proceso, por el aprendizaje que nos brindó y la orientación para realizar este trabajo.

A nuestros amigos por el apoyo incondicional.

A nuestras familias, por ser pilares fundamentales durante toda la carrera, sin los cuales no hubiera sido posible.

TABLA DE CONTENIDO

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	3
AGRADECIMIENTOS.....	4
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS.....	7
RESUMEN.....	8
ABSTRACT.....	9
1. INTRODUCCIÓN.....	10
1.1 Hipótesis.....	11
1.2 Objetivos generales.....	11
1.3 Objetivos específicos.....	11
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	12
2.1. Contexto agronómico general.....	12
2.2 Características de <i>Bidens pilosa</i>	12
2.3 Importancia del agua en la planta.....	13
2.4 Estrés hídrico: mecanismos y efectos fisiológicos.....	13
2.5 Evidencia específica de <i>Bidens pilosa</i> bajo estrés hídrico.....	15
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	17
3.1 Ubicación y periodo experimental.....	17
3.2 Preparación de las muestras.....	17
3.3 Implantación y manejo inicial del experimento.....	18
3.4 Diseño experimental.....	18
3.5 Descripción de los tratamientos.....	19
3.5.1 Experimento 1: niveles de disponibilidad hídrica del suelo.....	19
3.5.2 Experimento 2: intervalos de riego.....	20
3.6 Condiciones ambientales.....	20
3.7 Variables evaluadas.....	21
3.7.1 Variables morfológicas.....	21
3.7.2 Biomasa aérea seca.....	21
3.7.3 Consumo de agua.....	22
3.7.4 Contenido relativo de clorofila.....	22
3.8 Análisis estadístico.....	23
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	24
4.1 Resultados del experimento porcentaje de capacidad de campo.....	24
4.1.1 Respuestas morfológicas.....	24

4.1.2 Dinámica del consumo de agua bajo diferentes porcentajes de capacidad de campo.....	28
4.1.3 Resultados del clorofilómetro	29
4.1.4 Respuestas fotoquímicas evaluadas mediante fluorescencia de clorofila....	31
4.2 Resultados del experimento bajo diferentes frecuencias de riego	34
4.2.1 Respuestas morfológicas	34
4.2.2 Dinámica del consumo de agua bajo diferentes frecuencias de riego	39
4.2.3 Resultados del clorofilómetro	41
4.2.4 Respuestas fotoquímicas evaluadas mediante fluorescencia de clorofila....	43
5. CONCLUSIONES	47
6. BIBLIOGRAFÍA.....	48

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla

Tabla 1 Condiciones experimentales de la cámara de crecimiento.....	21
----------------------------------------------------------------------------	----

Figuras

Figura 1 Respuestas posibles frente al estrés hídrico	15
Figura 2 Arreglo espacial de las plantas en la cámara de crecimiento	19
Figura 3 Altura de planta según frecuencia de riego	25
Figura 4 Número de hojas según frecuencia de riego	26
Figura 5 Peso seco de la parte aérea según frecuencia de riego	27
Figura 6 Dinámica de pérdida de agua en plantas según tratamiento	29
Figura 7 Evolución temporal del SPAD	30
Figura 8 Índice SPAD en la última fecha de evaluación	31
Figura 9 Eficiencia fotoquímica del PSII en ciclos 8 y 9 a 800 y 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	32
Figura 10 Disipación regulada de energía (PhiNPQ).....	33
Figura 11 Disipación no regulada de energía (PhiNO)	34
Figura 12 Altura de planta según frecuencia de riego	35
Figura 13 Número de hojas según frecuencia de riego	37
Figura 14 Grosor de tallo según frecuencia de riego	38
Figura 15 Peso seco de la parte aérea según frecuencia de riego	39
Figura 16 Dinámica de pérdida de agua en plantas según tratamiento	41
Figura 17 Evolución temporal del SPAD	42
Figura 18 Índice SPAD en la última fecha de evaluación	43
Figura 19 Eficiencia fotoquímica del PSII en ciclos 8 y 9 a 800 y 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$..	44
Figura 20 Disipación regulada de energía (PhiNPQ) en ciclos 8 y 9 a 800 y 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	45
Figura 21 Disipación no regulada de energía (PhiNO) en ciclos 8 y 9 a 800 y 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	46

RESUMEN

En este trabajo se buscó ver cómo responde *Bidens pilosa* cuando cambia la disponibilidad de agua, tanto en su crecimiento como en su funcionamiento. Para eso se hicieron dos ensayos en condiciones controladas: uno donde se modificó el porcentaje de agua en el suelo y otro donde se variaron los días entre riegos.

En general, se vio que cuando hay menos agua disponible o pasa más tiempo entre riegos, las plantas crecen menos. Esto se notó en la altura, la cantidad de hojas, el grosor del tallo y la biomasa, sobre todo en los tratamientos más restrictivos. En algunos casos la disminución fue progresiva, pero en otros recién se hizo clara cuando el déficit fue más fuerte.

También se observó que el consumo de agua bajó en las condiciones más secas, lo que muestra que la planta ajusta su funcionamiento para perder menos agua. Pero eso también termina afectando otros procesos, como la fotosíntesis.

Por otro lado, el SPAD fue disminuyendo a medida que faltaba agua, especialmente hacia el final del experimento, lo que indica que el estado de la planta se va deteriorando cuando el estrés hídrico se mantiene en el tiempo.

En resumen, *Bidens pilosa* resiste bien condiciones intermedias de falta de agua, pero cuando el déficit es más marcado, tanto el crecimiento como el funcionamiento de la planta se ven claramente afectados.

Palabras clave: *Bidens pilosa*, disponibilidad hídrica, déficit hídrico, crecimiento vegetal, estrés hídrico

ABSTRACT

In this work, the aim was to see how *Bidens pilosa* responds when water availability changes, both in terms of its growth and its functioning. To do this, two experiments were carried out under controlled conditions: one where the percentage of water in the soil was modified, and another where the number of days between irrigations was varied.

In general, it was observed that when less water is available or when more time passes between irrigations, plants grow less. This was reflected in plant height, number of leaves, stem thickness, and biomass, especially in the most restrictive treatments. In some cases, the decrease was gradual, while in others it only became clear when the deficit was more severe.

It was also observed that water consumption decreased under drier conditions, showing that the plant adjusts its functioning to reduce water loss. However, this also ends up affecting other processes, such as photosynthesis.

On the other hand, SPAD values decreased as water became limited, especially towards the end of the experiment, indicating that the condition of the plant deteriorates when water stress is sustained over time.

In summary, *Bidens pilosa* tolerates intermediate water deficit conditions quite well, but when the deficit becomes more pronounced, both growth and plant functioning are clearly affected.

Keywords: *Bidens pilosa*, water availability, water deficit, plant growth, water stress

1. INTRODUCCIÓN

Las malezas constituyen uno de los principales factores bióticos que afectan negativamente las actividades humanas, tanto en sistemas agrícolas como en ambientes urbanos e industriales. En pasturas sembradas, su presencia limita el crecimiento de las especies, disminuyendo la capacidad de carga, mientras que las especies espinosas o tóxicas pueden causar daños físicos o intoxicaciones al ganado, e incluso alterar la calidad de los productos de origen animal (Oliveira Júnior et al., 2011).

En los sistemas agrícolas, la interferencia de las malezas genera las mayores pérdidas económicas directas, con reducciones estimadas entre 30 y 40% de la producción agrícola mundial (Lorenzi, 2008, como se cita en De Freitas, 2018). Además de la competencia directa por recursos, incrementan los costos de producción al requerir un control intensivo, favorecido por su rápido crecimiento, alta capacidad de diseminación y plasticidad para prosperar bajo condiciones ambientales adversas (Balbinot Júnior & Fleck, 2005). Estos autores también explican que el grado de interferencia depende de múltiples factores, entre ellos la composición florística, densidad y distribución espacial de las malezas, las características del cultivo, las prácticas de manejo (densidad de siembra, espaciamento, sistema de laboreo) y las condiciones edáficas y climáticas.

Freitas et al. (2009) y Silva et al. (2011, como se citan en De Freitas, 2018) indican que la competencia por recursos esenciales (luz, agua y nutrientes) constituye el principal mecanismo mediante el cual las malezas afectan el crecimiento y la productividad de los cultivos, sabemos que los principales factores por los cuales se da la competencia entre las malezas son luz, agua y nutrientes. Estos autores también explican que, entre estos recursos, el agua es particularmente determinante, ya que su déficit puede comprometer las funciones vitales de las plantas o inducir respuestas fisiológicas adaptativas que permiten la supervivencia bajo condiciones de estrés hídrico. La escasez de agua, ya sea por evaporación o por disponibilidad limitada en el suelo, afecta negativamente la fotosíntesis, la transpiración y la expansión celular, reduciendo el crecimiento y la productividad vegetal.

La competencia por el agua adquiere especial relevancia en regiones semiáridas o bajo sistemas de secano, donde los períodos de déficit hídrico son frecuentes y severos. En tales condiciones, las malezas suelen mostrar mayor capacidad de adaptación y eficiencia en el uso del agua que las especies cultivadas, lo que les otorga ventaja competitiva y agrava los efectos del estrés hídrico en los cultivos (Craine & Dybzinski, 2013; Floss, 2008). La intensidad de estos efectos depende de la especie

involucrada y de los mecanismos morfológicos, fisiológicos y fenológicos que determinan su tolerancia al estrés.

En este contexto, el conocimiento de las respuestas fisiológicas de las malezas al déficit hídrico es fundamental para comprender su comportamiento en campo y diseñar estrategias de manejo más eficientes bajo escenarios de variabilidad climática creciente.

1.1 Hipótesis

Bidens pilosa reduce su crecimiento y su actividad fisiológica a medida que disminuye la disponibilidad hídrica del suelo o aumenta el intervalo entre riegos.

1.2 Objetivos generales

Evaluar la respuesta morfológica y fisiológica de *Bidens pilosa* frente a diferentes niveles de disponibilidad hídrica del suelo y frecuencias de riego.

1.3 Objetivos específicos

Determinar el efecto de la disponibilidad hídrica y la frecuencia de riego sobre el crecimiento de *Bidens pilosa*, mediante la medición de altura, número de hojas y diámetro de tallo.

Evaluar el efecto de los tratamientos sobre la biomasa aérea de *Bidens pilosa* al final del experimento.

Analizar la dinámica de pérdida de agua de las macetas como indicador del consumo de agua bajo distintos tratamientos.

Evaluar la respuesta fisiológica mediante el contenido relativo de clorofila (SPAD) en diferentes condiciones hídricas.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. Contexto agronómico general

Se considera como tal a una especie vegetal cuando dificulta el desarrollo de la especie cultivada. En este sentido, Porcile et al. (1995) señalan que, al tratarse entonces de plantas perjudiciales o indeseables en un determinado tiempo y lugar, numerosas especies pueden recibir esta calificación. La capacidad competitiva de las malezas se debe por un lado a su resistencia a factores climáticos, edáficos y biológicos adversos y por otro a su potencial reproductivo. Ambas características le permite dominar rápidamente un sitio. Por estas razones, la presencia de malezas puede generar consecuencias adversas significativas para la productividad y la calidad en los sistemas productivos (Dellepiane et al., 2023).

Según Deiss et al. (2017), se produjeron pérdidas de productividad en el rango de 30% en el cultivo de soja debido a la interferencia de *B.pilosa* y *B.subalternans*.

En ambientes donde la disponibilidad hídrica está limitada la competencia por el agua se intensifica, transformándose en uno de los principales factores determinantes de la interacción entre el cultivo y la maleza. El déficit hídrico actúa como presión selectiva favoreciendo a las especies que presenten mayor eficiencia en la captación de agua y el uso de la misma, esto puede llevar a la modificación de las comunidades vegetales y aumentar la dominancia de malezas con mayor tolerancia a la sequía (Reyes-Matamoros et al., 2014).

La interferencia de aquellas malezas que afectan los cultivos de interés afectan el crecimiento y posterior rendimiento debido a la gran competencia que ejercen sobre los recursos (Biffe et al., 2018).

Según Tardin et al. (2013) el estrés hídrico puede reducir de manera significativa el rendimiento de los cultivos.

2.2 Características de *Bidens pilosa*

Lorenzi (2008, como se cita en De Freitas, 2018) indica que *Bidens pilosa* es una maleza anual de hábito erecto y ramificado, con un sistema radicular relativamente profundo. Presenta ramas cuadrangulares que varían de pilosas a glabras y hojas opuestas pecioladas cuyos folíolos pueden ser ovalados o lanceolados ovalados, a veces truncados o con la base parcialmente connata. Las flores son hermafroditas, con corolas tubulosas de 4 mm de longitud, y la planta produce aquenios lineales.

B. pilosa se caracteriza por ser una especie con gran capacidad para absorber agua bajo condiciones de muy bajo potencial hídrico en el suelo, esto debido a las características morfológicas y de crecimiento de la misma (Procópio, Santos, Silva, Martínez et al., 2004). Los osmolitos compatibles permiten el ajuste osmótico y facilitan la toma de agua por la planta, mientras que la expansión celular y el crecimiento dependen directamente del estado hídrico (Moreno, 2009). Este autor también explica que esto permite a las plantas la mantención de su actividad metabólica bajo condiciones limitantes y mantener su crecimiento cuando el potencial hídrico del suelo disminuye significativamente.

2.3 Importancia del agua en la planta

Taiz y Zeiger (2013, como se cita en De Freitas, 2018), indica que el agua desempeña un papel esencial en las plantas: por cada gramo de materia orgánica producida por planta, aproximadamente 500 g de agua son absorbidos por las raíces, transportados dentro de la planta y perdidos en la atmósfera.

El agua es absorbida por las raíces y transportada a través del xilema hacia los tejidos aéreos (Sánchez-Díaz & Aguirreolea, 2008). El agua desempeña un papel fundamental e insustituible en la vida de las plantas, siendo un componente esencial para su desarrollo, funcionamiento y supervivencia. Su importancia radica, entre otras razones, en que constituye la mayor parte de la masa de las células vegetales. Esta afirmación puede corroborarse fácilmente mediante la observación de cortes de células vegetales maduras bajo el microscopio, tal como lo señalan Taiz y Zeiger (2006).

Según Reyes-Matamoros et al. (2014) además de su papel estructural y metabólico el agua puede actuar como un regulador del balance energético de la planta, la disminución de su disponibilidad altera la conductividad hidráulica disminuyendo el movimiento de nutrientes y la eficiencia fotosintética lo que repercute de manera directa sobre la acumulación de biomasa y la productividad.

2.4 Estrés hídrico: mecanismos y efectos fisiológicos

El estrés hídrico se debe a la aparición de períodos intermitentes a continuos con baja disponibilidad de agua. Esta condición se encuentra en situaciones naturales o en cultivos agrícolas (Taiz & Zeiger, 2013). El estrés hídrico induce cambios anatómicos en las plantas como mecanismo de adaptación (Shao et al., 2008).

Según Ledent (2002), el estrés en las plantas se refiere a la acción de un factor externo que genera una influencia adversa o negativa sobre su fisiología y

funcionamiento. Este autor también indica que este tipo de estrés puede ser provocado por condiciones ambientales desfavorables, como la sequía, las temperaturas extremas o la salinidad del suelo. La presencia de estrés en las plantas puede evaluarse a través de diversos parámetros indicativos de su estado general, tales como la capacidad de supervivencia, el nivel de rendimiento en la producción, la acumulación de biomasa o el desempeño en procesos fisiológicos clave como la fotosíntesis.

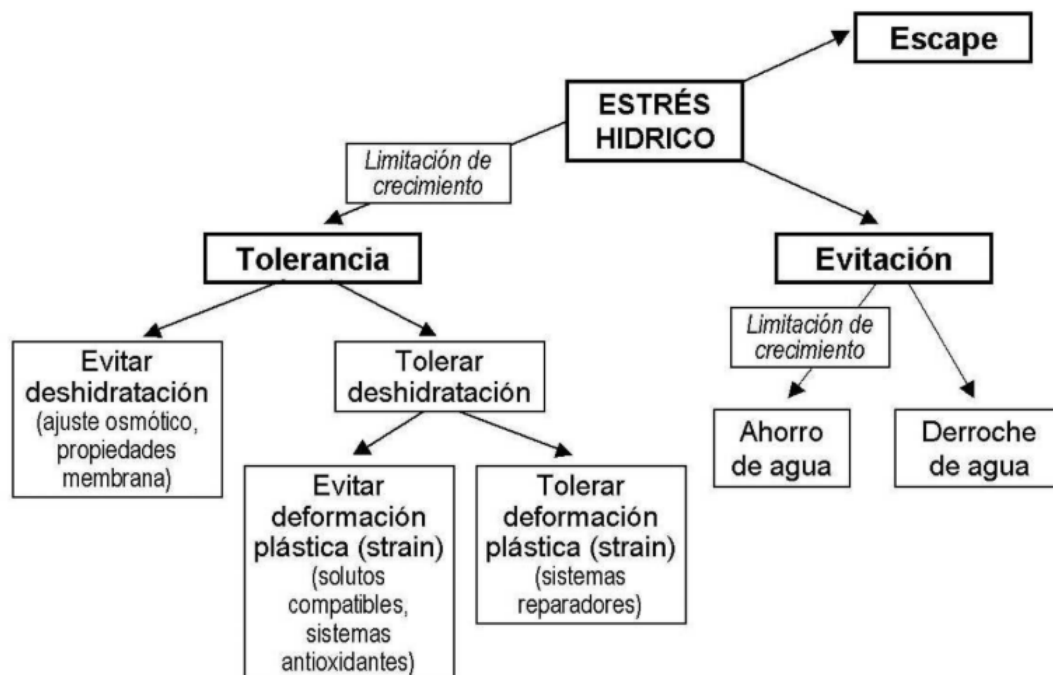
El agua es uno de los factores más importantes para el desarrollo de las plantas, su carencia constituye una de las principales fuentes de estrés (Moreno, 2009).

Los largos períodos de déficit hídrico pueden interrumpir el crecimiento y, en condiciones más severas, causar la muerte de la planta (Larcher, 2006). A medida que el suelo se seca, se hace más difícil para las plantas absorber agua, porque la fuerza de retención aumenta y la disponibilidad de agua en el suelo para las plantas disminuye (Tardin et al., 2013). El estrés hídrico afecta procesos fisiológicos clave como el crecimiento y desarrollo de las plantas (Prieto Ruiz et al., 2004).

El déficit hídrico genera un aumento en la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) (Uzildaya et al., 2012). El estrés hídrico impone una doble adversidad a los sistemas biológicos: la limitación hídrica y la irregularidad (impredecibilidad) de las precipitaciones, y esta adversidad se verá incrementada por el cambio climático (Valladares et al., 2004). En este contexto, las plantas han desarrollado diferentes estrategias de respuestas. Ante el estrés hídrico caben tres respuestas posibles: escapar, evitarlo o tolerarlo (Valladares et al., 2004). Las especies que siguen la estrategia evitadora maximizan la absorción de agua o minimizan las pérdidas, mientras que las tolerantes permiten que el estrés llegue a afectar sus tejidos pero desarrollan mecanismos que minimizan la deformación (Valladares et al., 2004).

Otro mecanismo de resistencia a nivel fisiológico es el cierre de estomas, ya que estos son los responsables de la mayor proporción de pérdida de agua en las plantas (Moreno, 2009).

Figura 1
Respuestas posibles frente al estrés hídrico



Nota. Tomado de Valladares et al. (2004).

2.5 Evidencia específica de *Bidens pilosa* bajo estrés hídrico

Las especies de malezas como *Bidens pilosa* tienen la capacidad de extraer agua del suelo incluso a tensiones tres veces mayores que las logradas por la soja y el frijol (Procópio, Santos, Silva, Donagemma et al., 2004).

La razón de la alta capacidad de esta planta para sobrevivir con poca agua en el suelo puede estar relacionada con el hecho de que, en la etapa inicial de su desarrollo, *Bidens pilosa* drena gran parte de fotoasimilados para la producción de raíces, que promueven, en etapas posteriores de crecimiento y desarrollo, una mayor exploración del suelo en busca de agua (Procópio et al., 2008).

A nivel radicular, el estrés osmótico produce cambios en la expansión celular y en la expresión génica como mecanismos de adaptación (Píriz Pezzutto, 2023).

En condiciones de déficit hídrico severo (=25 % de la capacidad de campo) *Bidens pilosa* presenta un cierre estomático marcado, que reduce la conductancia estomática, la transpiración y la fotosíntesis, provocando una caída de la fijación de carbono cercana al 60% en los ensayos reportados (De Freitas et al., 2021). Este cierre estomático limita el intercambio gaseoso y la entrada de CO₂, lo que disminuye la carboxilación por RubisCO y la acumulación de fotoasimilados en hojas de plantas C₃,

y se relaciona con mecanismos hormonales donde el ácido abscísico (ABA) actúa como mediador de la respuesta y de la senescencia foliar observada bajo estrés marcado (De Freitas et al., 2021; Llusia et al., 2016).

Aunque *Bidens pilosa* muestra rasgos de anisohidria-manteniendo apertura estomática relativa hasta niveles bajos de humedad y favoreciendo la extracción de agua del suelo-, estas ventajas fisiológicas se activan principalmente cuando la humedad del suelo alcanza umbrales críticos cercanos al 25% de la capacidad de campo (De Freitas et al., 2021; Negin & Moshelion, 2016).

El déficit hídrico reduce la asimilación de carbono debido a limitaciones estomáticas y no estomáticas (Lawlor & Cornic, 2002). La reducción de la fotosíntesis y la pérdida de hojas se traducen en una disminución de la materia seca de hojas y tallos en condiciones de estrés, y en algunos tratamientos se observó una fuerte reducción de la materia seca radicular (hasta 90% al 50% de capacidad de campo), lo que indica respuestas específicas de la especie frente al déficit y contradice la expectativa general de incremento radicular en otras especies (De Freitas et al., 2021; Procópio et al., 2008; Tombesi et al., 2015).

En regímenes de riego intermitente, sin embargo, *Bidens pilosa* puede mostrar mayor conductancia estomática y tasas fotosintéticas con intervalo de riego más largos (p. ej., cada 6 días), lo que sugiere adaptaciones a estrés periódico y una estrategia de distribución de fotoasimilados hacia el sistema radicular en etapas tempranas que aumenta su competitividad por agua frente a cultivos (De Freitas et al., 2021; Procópio et al., 2008).

En conjunto, estos resultados describen un hilo conductor claro: *B. pilosa* emplea una combinación de respuestas traumáticas, hormonales y morfológicas que le permite tolerar períodos prolongados de baja disponibilidad hídrica, aunque a costa de una reducción significativa de crecimiento y biomasa cuando se superan umbrales críticos de humedad, esto demuestra que *Bidens pilosa* al igual que la mayoría de las plantas modifica su crecimiento y morfología como respuesta adaptativa frente a condiciones de estrés (De Freitas et al., 2021; Negin & Moshelion, 2016; Potters et al., 2007).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Ubicación y periodo experimental

Los experimentos se llevaron a cabo en una cámara de crecimiento ubicada en la Estación Experimental Mario A. Cassinoni (EEMAC), Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Paysandú, Uruguay, durante los meses de junio y julio de 2025. El período experimental abarcó desde la implantación de las plantas hasta la finalización de las evaluaciones, comprendiendo aproximadamente 45 días de aplicación de los tratamientos hídricos.

3.2 Preparación de las muestras

Como sustrato se empleó una mezcla de suelo agrícola y arena en proporción 2:1. Previamente a su utilización, el material fue secado al aire y tamizado, con el fin de homogeneizar su estructura y reducir la presencia de agregados gruesos o restos vegetales.

La composición textural del sustrato fue de 39% de arena, 36% de limo y 25% de arcilla, con un pH en agua de 6,7. Estas características se presentan en la Tabla 1.

Las unidades experimentales consistieron en macetas confeccionadas a partir de tubos de PVC de 20 cm de altura y 10 cm de diámetro. En la base de cada maceta se colocó una malla plástica tipo mosquitero, con el objetivo de permitir el drenaje del exceso de agua y evitar la pérdida de sustrato durante el riego y la manipulación.

Cada maceta fue cargada con 2300 g de sustrato seco. Posteriormente, se sembraron entre cinco y seis semillas por unidad experimental, las mismas fueron recolectadas del predio de la EEMAC. A los 10 días de la emergencia se realizó un raleo manual, dejando una sola planta por maceta, seleccionada en función de su vigor y uniformidad. De este modo, cada maceta constituyó una unidad experimental con una planta individual.

La capacidad de campo del sustrato se determinó mediante el método de saturación y drenaje gravitacional, siguiendo el procedimiento descrito por Steadman et al. (2004).

Para ello, inicialmente se registró el peso de cada maceta con el sustrato seco, valor que se consideró como peso seco inicial (W_d). Luego, las macetas fueron saturadas completamente con agua hasta alcanzar el escurrimiento. Una vez saturadas, se cubrieron con papel de aluminio para minimizar pérdidas de agua por evaporación directa desde la superficie del sustrato.

Las macetas se dejaron drenar durante 36 horas en condiciones ambientales controladas. Transcurrido ese período, se registró nuevamente el peso de cada maceta, obteniéndose el peso húmedo a capacidad de campo (W_w). La cantidad de agua retenida a capacidad de campo se calculó como la diferencia entre ambos pesos, según la siguiente expresión:

$$CC = W_w - W_d$$

Este valor representó el contenido de agua retenido por el sustrato luego del drenaje gravitacional y se utilizó como referencia para definir los tratamientos de disponibilidad hídrica del experimento 1 y como punto de reposición de agua en el experimento 2.

Para el experimento correspondiente a niveles de disponibilidad hídrica, el peso objetivo de cada tratamiento se estableció a partir del peso a capacidad de campo, ajustando la proporción de agua retenida según el porcentaje asignado a cada tratamiento. Para el experimento basado en intervalos de riego, el agua se restituye en cada evento de riego hasta alcanzar nuevamente el peso equivalente al 100% de la capacidad de campo.

3.3 Implantación y manejo inicial del experimento

Luego de la siembra y emergencia de las plántulas, las macetas se mantuvieron bajo condiciones controladas dentro de la cámara de crecimiento. Durante esta etapa inicial, las plantas recibieron el manejo necesario para asegurar una implantación uniforme, incluyendo el raleo ya mencionado y el mantenimiento hídrico hasta alcanzar un estado de desarrollo homogéneo.

La aplicación de los tratamientos comenzó cuando las plantas alcanzaron el estadio de tres hojas verdaderas. A partir de ese momento, se iniciaron los regímenes diferenciales de disponibilidad de agua o frecuencia de riego, según el experimento correspondiente. Los tratamientos se mantuvieron durante un período de 45 días.

3.4 Diseño experimental

Se realizaron dos experimentos independientes. En ambos casos se utilizó un diseño en bloques completos al azar, con cinco tratamientos y cinco bloques. En consecuencia, cada experimento estuvo integrado por 25 unidades experimentales, totalizando 50 unidades entre ambos ensayos.

La elección de este diseño permitió controlar parte de la variabilidad espacial dentro de la cámara de crecimiento, asignando aleatoriamente los tratamientos dentro de cada bloque. El arreglo espacial de las macetas en la cámara se presenta en la Figura 2.

Figura 2

Arreglo espacial de las plantas en la cámara de crecimiento

B4				B5			
T4R4 %CC	T5R5 DDD	T3R3 %CC	T5R5 %CC	T2R2 DDD	T3R3 DDD	T3R3 %CC	T4R4 %CC
T2R2 %CC	T3R3 DDD	T2R2 DDD		T2R2 %CC	T4R4 DDD	T5R5 DDD	
T4R4 DDD	T1R1 DDD	T1R1 %CC		T1R1 %CC	T1R1 DDD	T5R5 %CC	

B1				B2				B3			
T4R4 DDD	T3R3 DDD	T3R3 %CC	T5R5 DDD	T3R3 %CC	T2R2 %CC	T4R4 %CC	T3R3 DDD	T2R2 %CC	T5R5 DDD	T2R2 DDD	T5R5 %CC
T2R2 DDD	T2R2 %CC	T4R4 %CC		T1R1 DDD	T5R5 DDD	T5R5 %CC		T3R3 %CC	T1R1 %CC	T4R4 DDD	
T1R1 DDD	T5R5 %CC	T1R1 %CC		T4R4 DDD	T2R2 DDD	T1R1 %CC		T3R3 DDD	T1R1 DDD	T4R4 %CC	

PUERTA

% CC: Porcentaje de capacidad de campo

DDD: Duración del déficit en días

3.5 Descripción de los tratamientos

3.5.1 Experimento 1: niveles de disponibilidad hídrica del suelo

En el primer experimento se evaluaron cinco niveles de disponibilidad hídrica del sustrato, definidos en función del porcentaje de agua retenida a capacidad de campo:

- T0: 100% de la capacidad de campo
- T1: 80% de la capacidad de campo
- T2: 60% de la capacidad de campo
- T3: 40% de la capacidad de campo
- T4: 30% de la capacidad de campo

Para mantener cada tratamiento, las macetas eran pesadas periódicamente. Cuando el peso de una unidad experimental descendía por debajo del valor objetivo correspondiente a su tratamiento, se adiciona agua hasta restituir el contenido hídrico definido para ese nivel de capacidad de campo. De esta manera, el tratamiento no se definió por un volumen fijo de agua aplicado, sino por el mantenimiento del sustrato dentro de un rango de disponibilidad hídrica preestablecido.

3.5.2 Experimento 2: intervalos de riego

En el segundo experimento se evaluaron cinco frecuencias de riego, expresadas como número de días entre reposiciones de agua:

- T0: riego cada 2 días
- T1: riego cada 4 días
- T2: riego cada 6 días
- T3: riego cada 8 días
- T4: riego cada 10 días

En este caso, el criterio experimental consistió en variar la duración del intervalo entre riegos, manteniendo constante el punto de reposición: en cada evento de riego, el agua se agregó hasta alcanzar el peso equivalente al 100% de la capacidad de campo. Así, todos los tratamientos partían del mismo nivel hídrico luego de cada reposición, pero difieren en la duración del período de restricción entre riegos consecutivos.

3.6 Condiciones ambientales

Durante el período experimental, las condiciones ambientales de la cámara de crecimiento fueron monitoreadas y registradas. La temperatura media fue de 25,0 °C, con valores mínimos de 22,1 °C y máximos de 26,7 °C. La humedad relativa media fue de 69,2%, con valores mínimos de 31,2% y máximos de 83,6%.

La radiación fotosintéticamente activa se mantuvo en 400 μmol de fotones $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Estas condiciones se mantuvieron relativamente estables a lo largo del ensayo, permitiendo reducir la interferencia de factores ambientales externos sobre la respuesta de las plantas. Los valores resumen de temperatura y humedad relativa se presentan en la Tabla 1.

Tabla 1*Condiciones experimentales de la cámara de crecimiento*

Periodo					
27/6/25 10:28 AM hasta 31/7/25 11:28 AM					
Temperatura Cámara					
Humedad Relativa					
Temperatura	Mínimo	Máximo	Promedio	Desviación Estándar	Coefficiente de Variación
	22.1 °C	26.7°C	25.0 °C	1.0°C	3.9%
Humedad relativa	Mínimo	Máximo	Promedio	Desviación Estándar	Coefficiente de Variación
	31.2 %UR	83.6 %UR	69.2 %UR	5.5 %UR	8.0 %

3.7 Variables evaluadas

3.7.1 Variables morfológicas

Al finalizar el período experimental se evaluaron variables de crecimiento vegetativo como indicadores de la respuesta de *Bidens pilosa* a los tratamientos hídricos.

La altura de la planta se determinó desde la base del tallo hasta el ápice utilizando una regla milimetrada. El número de hojas se registró mediante conteo directo, considerando únicamente hojas completamente desarrolladas. El diámetro del tallo se midió en la base de la planta utilizando un calibre digital.

Estas variables fueron utilizadas para caracterizar el crecimiento morfológico de las plantas bajo diferentes condiciones de disponibilidad hídrica.

3.7.2 Biomasa aérea seca

Al finalizar el experimento, las plantas fueron cosechadas y se separó la parte aérea. El material vegetal se secó en la estufa a 70 °C hasta alcanzar peso constante.

Posteriormente, se determinó el peso seco de la parte aérea mediante una balanza electrónica. Esta variable se utilizó como indicador integrador del efecto acumulado de los tratamientos sobre la producción de biomasa.

3.7.3 Consumo de agua

El consumo de agua se estimó de forma indirecta mediante el pesaje periódico de las macetas, realizado cada dos días.

El peso total de la maceta (W_m) se definió como:

$$W_m = W_s + W_e + W_a$$

donde:

- W_s = peso del sustrato seco
- W_e = peso del envase
- W_a = peso del agua

La pérdida de agua entre dos fechas consecutivas se calculó como:

$$\Delta W = W_m(t_1) - W_m(t_2)$$

donde ΔW representa la cantidad de agua perdida entre dos mediciones consecutivas.

Esta pérdida de peso se utilizó como una estimación indirecta del consumo de agua por parte de la planta.

3.7.4 Contenido relativo de clorofila

El contenido relativo de clorofila se determinó mediante un medidor portátil SPAD-502DL.

Las mediciones se realizaron en diez fechas a lo largo del experimento. En cada fecha se tomaron tres lecturas por planta sobre hojas completamente desarrolladas, y se calculó el valor promedio ($SPAD_p$) según:

$$SPAD_p = (M1 + M2 + M3) / 3$$

donde M1, M2 y M3 corresponden a las lecturas individuales realizadas en cada hoja. Este valor promedio se utilizó como indicador del estado fisiológico de la planta.

3.8 Análisis estadístico

Las variables medidas al final del experimento (altura de planta, número de hojas, diámetro del tallo y peso seco de la parte aérea) se analizaron mediante análisis de varianza (ANOVA) para un diseño en bloques completos al azar, considerando al tratamiento como efecto fijo y al bloque como factor del diseño.

Previo a la interpretación de los resultados, se verificaron los supuestos de normalidad de los residuos mediante la prueba de Shapiro-Wilk y de homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Levene. Cuando el efecto de tratamiento resultó significativo ($p < 0,05$), las medias se compararon mediante la prueba de Tukey al 5% de probabilidad.

Las variables evaluadas repetidamente en el tiempo (consumo de agua y contenido relativo de clorofila) se analizaron mediante modelos mixtos para medidas repetidas. En estos modelos se consideraron como efectos fijos el tratamiento, la fecha de medición y la interacción tratamiento \times fecha, mientras que la unidad experimental se incluyó como efecto aleatorio, con el objetivo de contemplar la dependencia entre observaciones sucesivas realizadas sobre la misma planta.

En todos los casos se adoptó un nivel de significancia de $\alpha = 0,05$.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos permiten evaluar la respuesta de *Bidens pilosa* frente a distintas condiciones de disponibilidad hídrica, considerando tanto variables morfológicas como fisiológicas. A continuación, se presentan los resultados organizados por experimento y variable, integrando el análisis estadístico con su interpretación fisiológica.

4.1 Resultados del experimento porcentaje de capacidad de campo

4.1.1 Respuestas morfológicas

4.1.1.1 Efecto del tratamiento sobre altura de planta

El análisis de varianza evidenció un efecto significativo del tratamiento sobre la altura de planta ($p < 0,05$), indicando que los distintos niveles de disponibilidad hídrica influyeron de manera directa sobre el crecimiento en altura de *Bidens pilosa*.

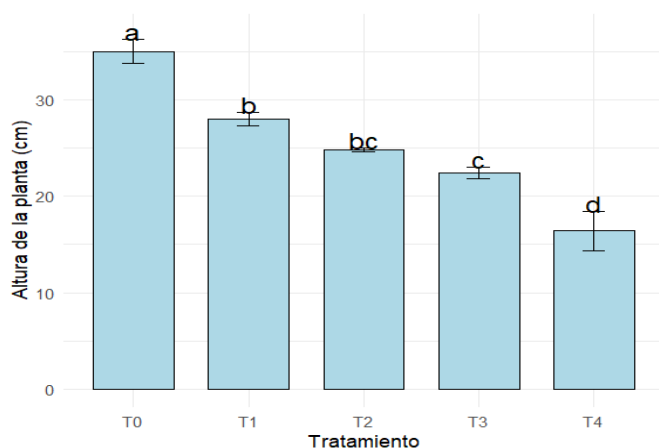
La Figura 3 muestra una disminución progresiva de la altura de las plantas a medida que disminuye el porcentaje de capacidad de campo. El análisis de comparación de medias (Tukey, $p < 0,05$) indicó un gradiente claro entre tratamientos ($T0 > T1 > T2 > T3 > T4$), evidenciando una respuesta continua del crecimiento frente a la reducción del contenido de agua en el suelo.

Este patrón es consistente con lo observado en el experimento de frecuencia de riego, donde la altura de planta también se redujo bajo condiciones de mayor déficit hídrico, aunque en ese caso la respuesta fue más marcada únicamente en los niveles más extremos de restricción. En contraste, en el presente experimento se observa una respuesta más gradual, lo que sugiere que la disponibilidad hídrica constante genera un efecto más sostenido sobre el crecimiento.

Desde el punto de vista fisiológico, la reducción del crecimiento en altura bajo condiciones de menor disponibilidad hídrica se asocia a una disminución de la turgencia celular, lo que limita la expansión de los tejidos y el desarrollo de la planta (Taiz & Zeiger, 2013). Este efecto ha sido ampliamente documentado en condiciones de déficit hídrico, donde la restricción en el crecimiento responde tanto a limitaciones hidráulicas como a ajustes metabólicos (Procópio et al., 2008).

En conjunto, los resultados indican que *Bidens pilosa* responde de manera sensible a la reducción de la disponibilidad de agua en el suelo, mostrando una disminución progresiva del crecimiento en altura a medida que se intensifica el estrés hídrico.

Figura 3
 Altura de planta según frecuencia de riego



Nota. Medias con distintas letras son estadísticamente diferentes ($p < 0,05$) entre tratamientos.

4.1.1.2 Efecto de los tratamientos sobre el número de hojas

El análisis de varianza evidenció un efecto significativo del tratamiento sobre el número de hojas ($p < 0,05$), indicando que los distintos niveles de disponibilidad hídrica influyeron sobre el desarrollo foliar de *Bidens pilosa*.

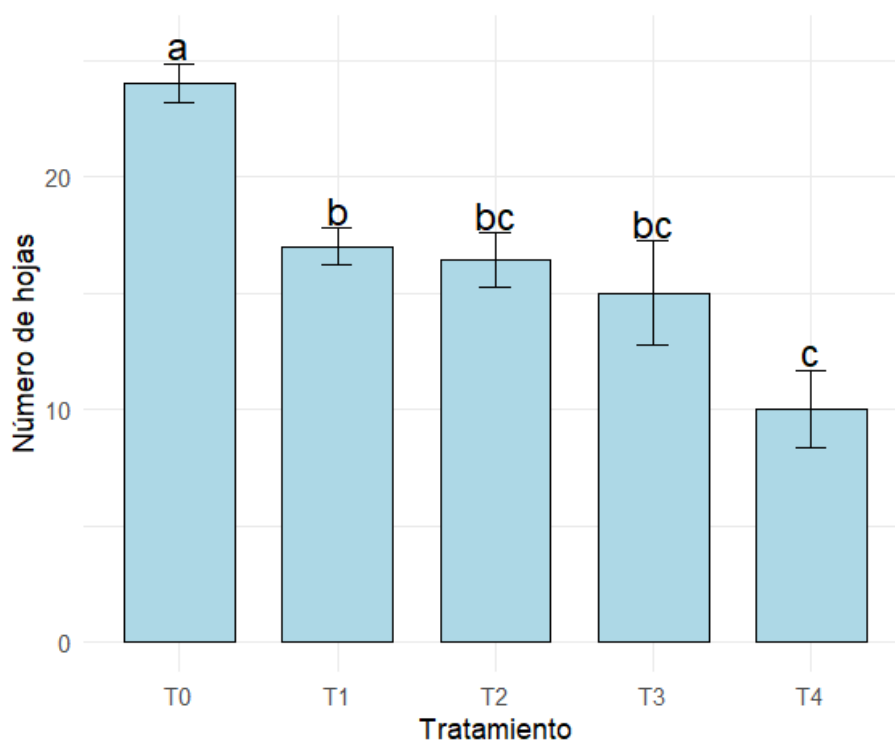
La Figura 4 muestra el número de hojas bajo los diferentes niveles de capacidad de campo. El análisis de comparación de medias (Tukey, $p < 0,05$) indicó el siguiente patrón: T0 = a, T1 = b, T2 = bc, T3 = bc y T4 = c, evidenciando una disminución progresiva del número de hojas a medida que disminuye la disponibilidad de agua en el suelo.

El tratamiento T0 presentó el mayor número de hojas, diferenciándose significativamente del resto, mientras que T1 mostró valores intermedios. Los tratamientos T2 y T3 no difirieron entre sí ni respecto a T1 o T4, lo que indica una respuesta gradual frente al déficit hídrico. El tratamiento T4 registró los valores más bajos, diferenciándose significativamente del tratamiento con mayor disponibilidad hídrica.

Este patrón es consistente con lo observado en el experimento de frecuencia de riego, donde también se registró una disminución del número de hojas bajo condiciones de mayor restricción hídrica. Sin embargo, en el presente experimento la respuesta fue más progresiva, evidenciando un gradiente continuo asociado a la disponibilidad de agua en el suelo, en contraste con la respuesta más marcada en los niveles extremos observada en el otro experimento.

Desde el punto de vista fisiológico, la reducción en el número de hojas bajo condiciones de déficit hídrico puede interpretarse como una estrategia adaptativa orientada a disminuir la superficie transpirante y, por ende, la pérdida de agua. Este comportamiento ha sido reportado en distintas especies, donde la reducción del área foliar constituye un mecanismo clave de ajuste frente al estrés hídrico (Valladares et al., 2004).

Figura 4
Número de hojas según frecuencia de riego



Nota. Medias con distintas letras son estadísticamente diferentes ($p < 0,05$) entre tratamientos.

4.1.1.3 Efecto de los tratamientos sobre el peso seco de la parte aérea

El análisis de varianza evidenció un efecto significativo del tratamiento sobre el peso seco de la parte aérea ($p < 0,05$), mientras que el efecto del bloque no resultó significativo, indicando que las diferencias observadas se explican principalmente por los niveles de disponibilidad hídrica.

La Figura 5 presenta la biomasa aérea de *Bidens pilosa* bajo los distintos niveles de capacidad de campo. El análisis de comparación de medias (Tukey, $p < 0,05$) mostró que el tratamiento T0 se diferenció significativamente del resto, mientras que los tratamientos T1, T2, T3 y T4 no presentaron diferencias significativas entre sí.

Este resultado indica que la mayor acumulación de biomasa se alcanzó únicamente bajo condiciones cercanas a la capacidad de campo, mientras que cualquier nivel de restricción hídrica fue suficiente para reducir la producción de materia seca, sin observarse diferencias adicionales entre niveles intermedios y severos de déficit.

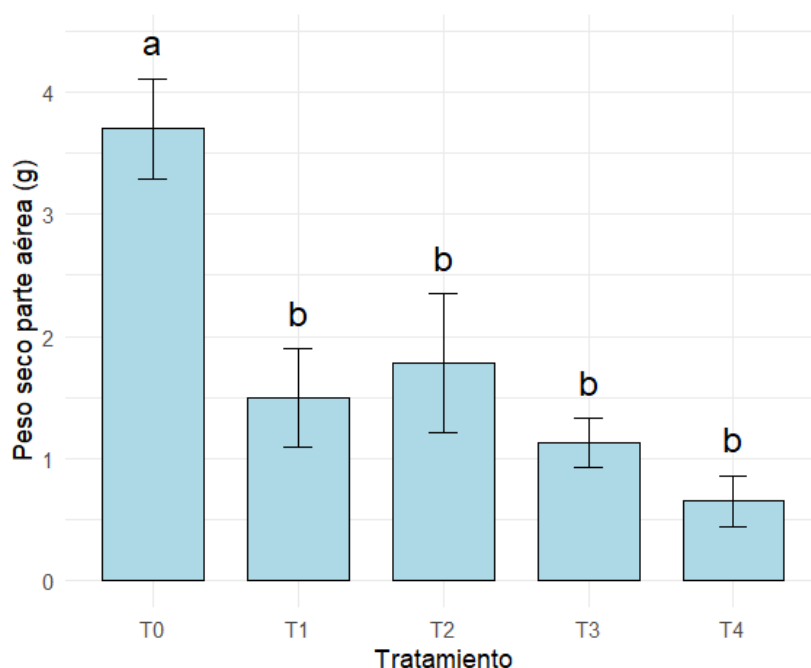
Este comportamiento es consistente con lo observado en las variables morfológicas, donde se registró una disminución en el número de hojas y en la altura de planta a medida que disminuyó la disponibilidad hídrica. En este sentido, la biomasa aérea refleja el efecto acumulado de estas limitaciones sobre el crecimiento.

Asimismo, en comparación con el experimento de frecuencia de riego, donde se observaron diferencias más graduales en la biomasa, en el presente experimento la respuesta fue más marcada, evidenciando que la reducción sostenida del contenido de agua en el suelo genera un impacto más inmediato sobre la producción de materia seca.

Desde el punto de vista fisiológico, la disminución de la biomasa bajo condiciones de déficit hídrico se asocia a la reducción de la fotosíntesis, como consecuencia del cierre estomático y de la menor disponibilidad de CO₂, así como a limitaciones en la expansión celular debido a la reducción de la turgencia (Moreno, 2009; Taiz & Zeiger, 2013).

Figura 5

Peso seco de la parte aérea según frecuencia de riego



Nota. Medias con distintas letras son estadísticamente diferentes ($p < 0,05$) entre tratamientos.

4.1.2 Dinámica del consumo de agua bajo diferentes porcentajes de capacidad de campo

La transpiración de *Bidens pilosa* mostró variaciones que son claras entre los tratamientos y también a lo largo del tiempo (Figura 6).

Las comparaciones múltiples de medias mediante el test de Tukey mostraron que, al inicio del experimento, las diferencias entre tratamientos fueron poco claras. Sin embargo, a medida que avanzó el período del experimento comenzaron a observarse diferencias significativas relacionadas al nivel de disponibilidad hídrica. Por ejemplo, en fechas tempranas como el 1 de julio ya se detectaron diferencias significativas entre algunos tratamientos, entre T0 y T4 ($p=0.0068$), así como entre T2 y T4 ($p=0.048$).

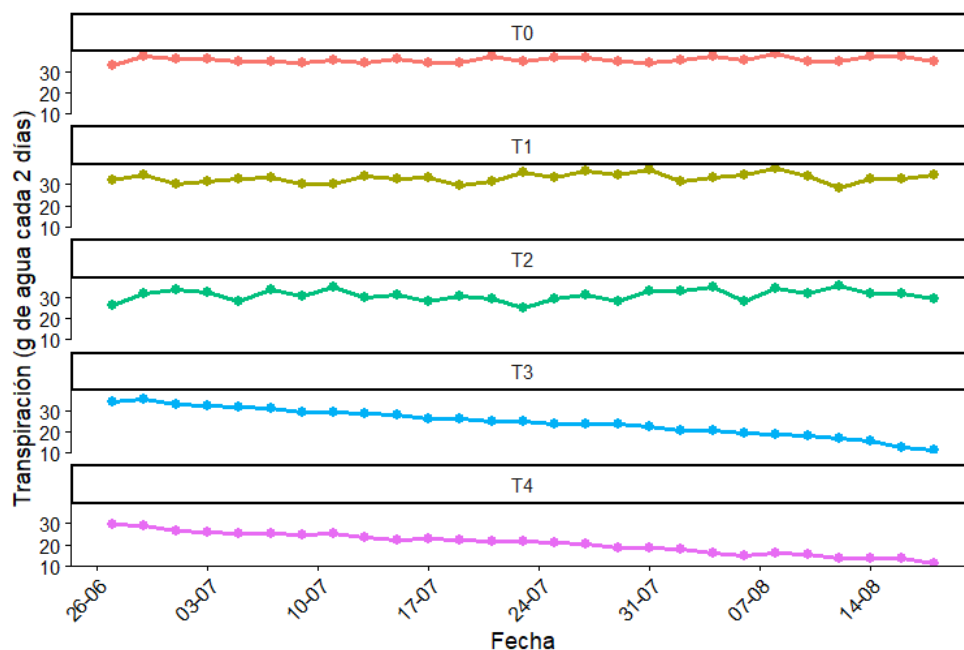
A medida que avanza el experimento, las diferencias son más claras. A partir de mediados de julio, los tratamientos con menor disponibilidad de agua presentaron valores de transpiración significativamente menores que los tratamientos con mayor disponibilidad hídrica. Por ejemplo, el 21 de julio se observaron diferencias significativas entre T0 y T3 ($p=0.0010$) y entre T0 y T4 ($p<0.0001$). Este patrón se hace más claro hacia el final del experimento, donde tratamientos como T3 y T4 mostraron valores de transpiración considerablemente menores que T0, T1 y T2 ($p<0.0001$ en varias fechas).

En general, los tratamientos con mayor disponibilidad hídrica (T0 y T1) mantuvieron valores de transpiración relativamente altos y estables durante todo el experimento. En contraste, los tratamientos con menor contenido de agua en el suelo (T3 y T4) mostraron una reducción progresiva de la transpiración a lo largo del tiempo, alcanzando los valores más bajos hacia el final del experimento.

En conjunto, los resultados indican que la disponibilidad hídrica tuvo un efecto importante sobre la transpiración de *Bidens pilosa*. A medida que disminuyó el contenido de agua en el suelo, las plantas redujeron su transpiración, probablemente como respuesta fisiológica al estrés hídrico.

Figura 6

Dinámica de pérdida de agua en plantas según tratamiento



4.1.3 Resultados del clorofilómetro

Los resultados mostraron un efecto altamente significativo del tratamiento ($p < 2,2e-16$), de la fecha ($p = 7,05e-15$) y de la interacción tratamiento x fecha ($p < 2,2e-16$), mientras que el bloque no fue significativo ($p = 0,3053$). Esto indica que el contenido relativo de clorofila fue afectado por los niveles de capacidad de campo y que las diferencias entre tratamientos no fueron constantes, sino que se hicieron más evidentes a medida que avanzó el experimento

La figura deja plasmado el índice de SPAD para *Bidens pilosa* en el periodo de las diez fechas de evaluación, bajo los cuatro tratamientos de disponibilidad de agua (T1; T2; T3; T4), periodo que abarca del 21 de Julio al 8 de agosto.

En esta se observa un efecto de clara significancia del tratamiento de la fecha y de la interacción tratamiento por fecha, mientras que el bloque no resultó ser significativo, lo que deja expuesto que el SPAD es afectado por ambas variables tanto el nivel de agua disponible como el momento de la medición.

Se observa claramente que el tratamiento T0 presenta los valores más altos de SPAD no en todo el periodo de evaluación sino teniendo una tendencia a presentar el valor más alto hacia la última fecha de medición. En términos generales se puede ver como los valores muestran una tendencia creciente hacia el final del periodo alcanzando

valores cercanos a las 60 unidades, lo que demuestra un incremento progresivo del índice de SPAD en este tratamiento a lo largo del tiempo.

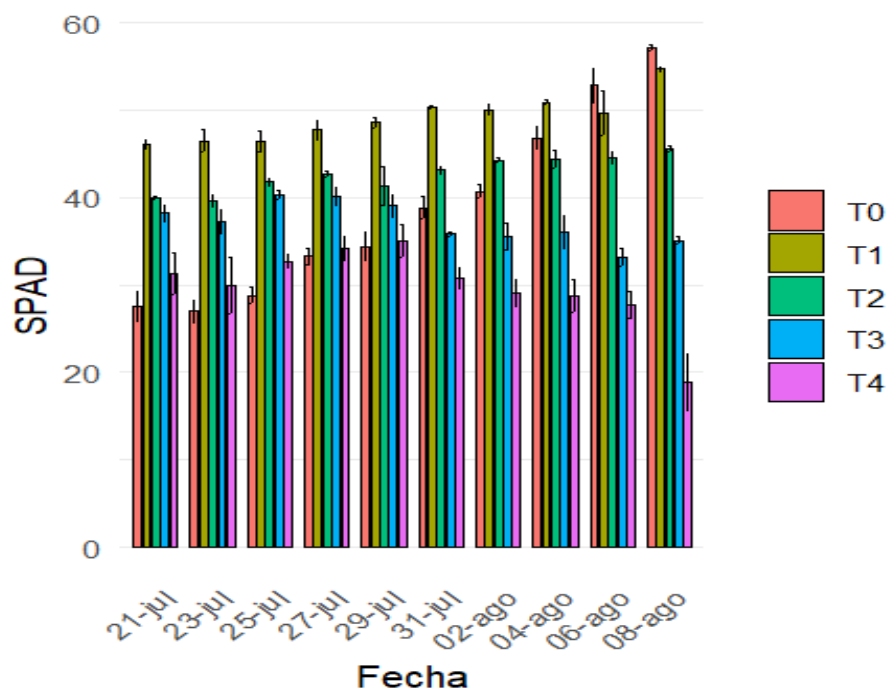
El tratamiento T1 presentó valores intermedios ubicándose por debajo de T0, pero por encima de los demás tratamientos. Los valores de este tratamiento demuestran también una leve tendencia a aumentar con el avance de las fechas de evaluación.

El tratamiento T2 muestra valores inferiores a los mostrados en T1, y al igual que en los tratamientos anteriores se observa una tendencia al aumento del índice hacia el final de las fechas de evaluación.

T3 presenta valores aún menores en comparación a los anteriores y su patrón general muestra valores relativamente estables con pequeños incrementos a lo largo del período analizado.

Por último, T4 presenta los valores más bajos de SPAD durante todo el periodo evaluado y también se observan al igual que en los demás tratamientos variaciones entre fechas. En si la gráfica muestra un gradiente entre los tratamientos donde los valores disminuyen desde T0 al T4 en prácticamente todas las fechas evaluadas, observándose en general un aumento del índice con el avance del tiempo.

Figura 7
Evolución temporal del SPAD

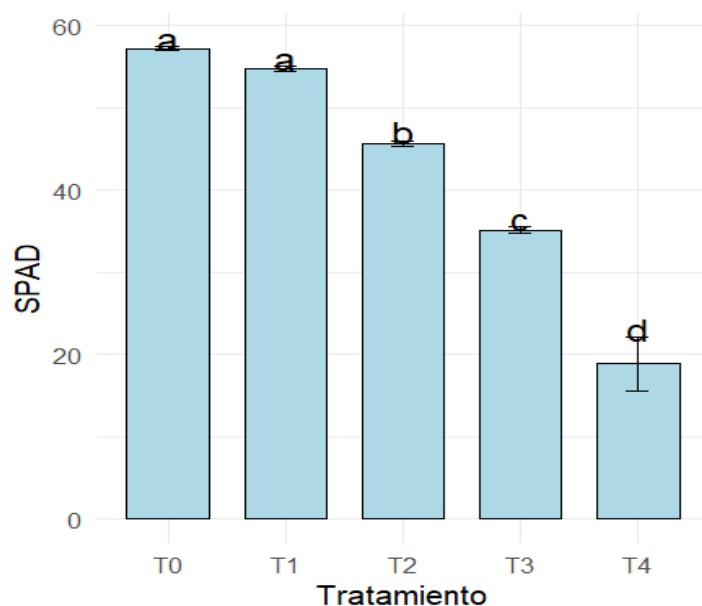


La figura 8 muestra los valores del índice SPAD correspondientes a la última fecha de evaluación para los distintos tratamientos según capacidad de campo. En la última fecha, el análisis mostró un efecto altamente significativo del tratamiento (ANOVA, $p=2,04e-11$).

La comparación de medias mediante Tukey indicó que T0 y T1 presentaron los mayores valores de SPAD y no difirieron entre sí, mientras que T2 fue significativamente menor que T0 y T1, T3 fue menor que T2, y T4 presentó el valor más bajo y difirió de todos los demás tratamientos. Esta última fecha resume muy bien el efecto final del estrés hídrico sobre la variable fisiológica.

Al igual que en la figura 8, esto se debe a que el estrés hídrico afectó el contenido relativo de clorofila en las hojas, lo que se ve reflejado en los menores valores obtenidos en los tratamientos. En conjunto, estos resultados muestran el efecto final del déficit hídrico sobre esta variable fisiológica en *Bidens pilosa*.

Figura 8
Índice SPAD en la última fecha de evaluación



Nota. Medias con distintas letras son estadísticamente diferentes ($p<0,05$) entre tratamientos.

4.1.4 Respuestas fotoquímicas evaluadas mediante fluorescencia de clorofila

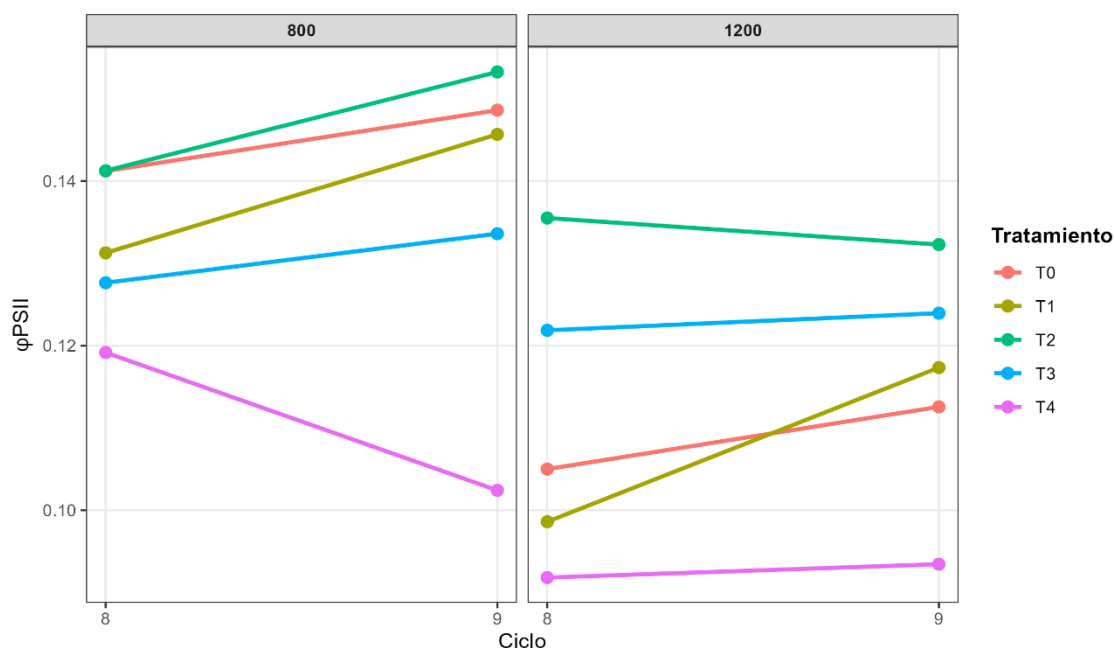
Los resultados obtenidos evidencian que la respuesta fotoquímica de *Bidens pilosa* frente al déficit hídrico depende no solo de la intensidad del estrés, sino también de la interacción con la radiación incidente. En este sentido, las variables derivadas de la fluorescencia de clorofila permiten identificar diferentes estados funcionales del

aparato fotosintético, que van desde una fase de aclimatación bajo estrés moderado hasta una fase de limitación bajo condiciones más severas.

Los valores de Φ_{PSII} mostraron (figura 9) que los tratamientos con déficit hídrico moderado (T2) mantuvieron, e incluso superaron, la eficiencia fotoquímica observada en condiciones óptimas (T0), particularmente bajo menor radiación. Este resultado sugiere la presencia de mecanismos de aclimatación que permiten optimizar el uso de la energía luminosa bajo condiciones limitantes, lo cual ha sido reportado en especies con alta plasticidad fisiológica (Chaves et al., 2009; Flexas & Medrano, 2002). En contraste, bajo condiciones de mayor restricción hídrica (T4), se observó una disminución de Φ_{PSII} , lo que indica una limitación en el transporte electrónico del PSII. Este comportamiento se asocia al cierre estomático, la reducción en la disponibilidad de CO_2 y una menor capacidad de utilización de la energía absorbida (Taiz & Zeiger, 2013).

Figura 9

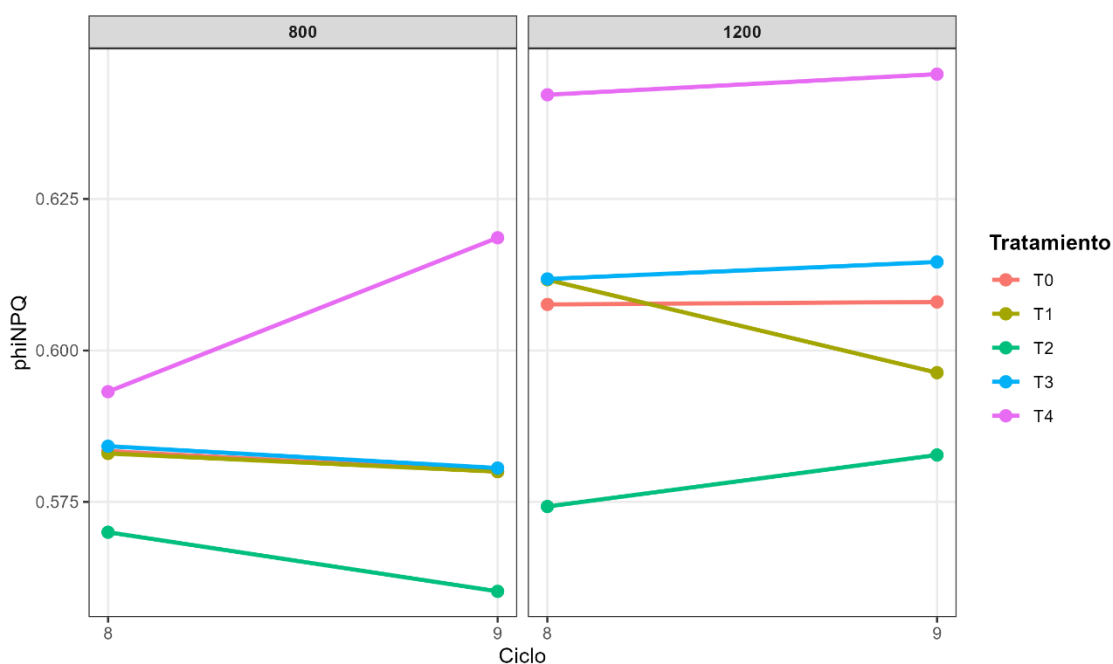
Eficiencia fotoquímica del PSII en ciclos 8 y 9 a 800 y 1200 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$



La reducción general de Φ_{PSII} bajo 1200 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ respecto a 800 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ evidencia el efecto de la radiación como factor adicional de estrés. Bajo alta irradiancia, el exceso de energía absorbida por los fotosistemas incrementa la presión sobre el PSII, especialmente cuando la capacidad de fijación de carbono se encuentra limitada por el déficit hídrico. Esta interacción entre estrés hídrico y lumínico ha sido ampliamente documentada y constituye uno de los principales factores que determinan la eficiencia fotosintética en condiciones naturales (Baker, 2008).

La reducción general de ΦPSII (figura 10) bajo $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respecto a $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ evidencia el efecto de la radiación como factor adicional de estrés. Bajo alta irradiancia, el exceso de energía absorbida por los fotosistemas incrementa la presión sobre el PSII, especialmente cuando la capacidad de fijación de carbono se encuentra limitada por el déficit hídrico. Esta interacción entre estrés hídrico y lumínico ha sido ampliamente documentada y constituye uno de los principales factores que determinan la eficiencia fotosintética en condiciones naturales (Baker, 2008).

Figura 10
Disipación regulada de energía (PhiNPQ)

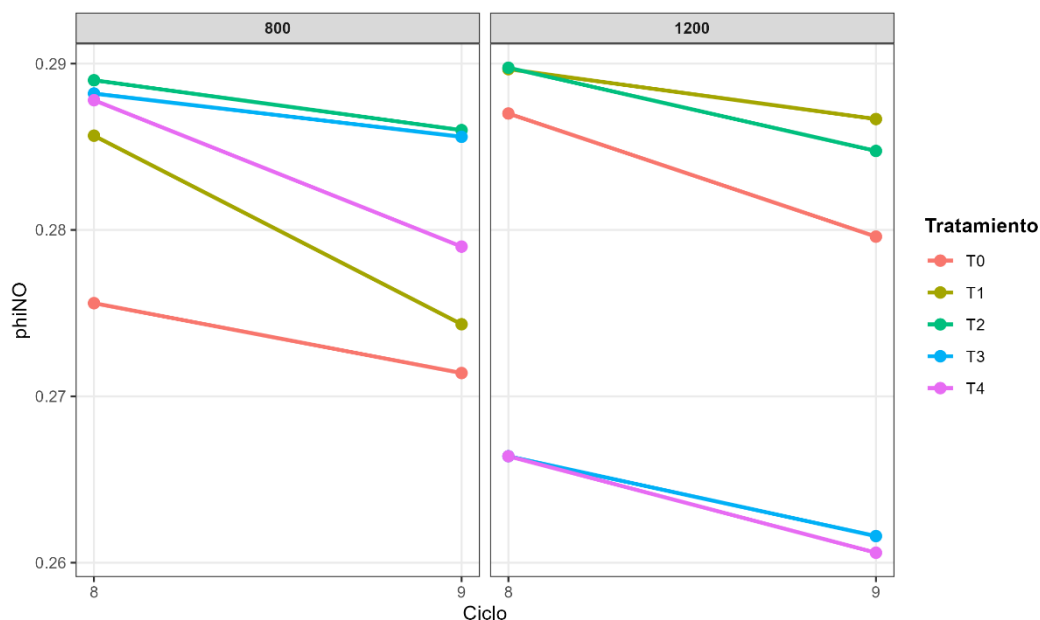


A diferencia de ΦPSII y PhiNPQ, la disipación no regulada (PhiNO) (figura 11) no mostró una relación lineal con el nivel de estrés hídrico, presentando valores elevados en tratamientos intermedios. Este resultado es particularmente relevante, ya que indica que el mayor riesgo de daño fotoquímico no necesariamente ocurre bajo las condiciones más severas de estrés.

En los tratamientos intermedios, las plantas mantienen una mayor actividad fotosintética, lo que implica una mayor absorción de energía luminosa. Sin embargo, cuando la capacidad de disipación regulada (NPQ) no es suficiente para balancear este exceso, se incrementa la disipación no regulada, asociada a la generación de especies reactivas de oxígeno (ROS) y daño fotooxidativo (Baker, 2008; Müller et al., 2001). En contraste, bajo estrés severo (T4), la reducción general de la actividad fotosintética limita

la entrada de energía al sistema, lo que podría explicar los menores valores de Phi NO observados en algunos casos.

Figura 11
Disipación no regulada de energía (PhiNO)



4.2 Resultados del experimento bajo diferentes frecuencias de riego

4.2.1 Respuestas morfológicas

4.2.1.1 Efecto de los tratamientos sobre altura de la planta

El análisis de varianza evidenció un efecto significativo del tratamiento sobre la altura de planta ($p = 0,00243$), mientras que el efecto del bloque no resultó significativo ($p = 0,44272$). Esto indica que las diferencias observadas en el crecimiento se explican principalmente por la frecuencia de riego aplicada.

La Figura 12 muestra la altura promedio de las plantas de *Bidens pilosa* en función de los distintos intervalos de riego. Se observa una tendencia general a la disminución de la altura a medida que aumenta el intervalo entre riegos, evidenciando una respuesta negativa del crecimiento frente al incremento del déficit hídrico.

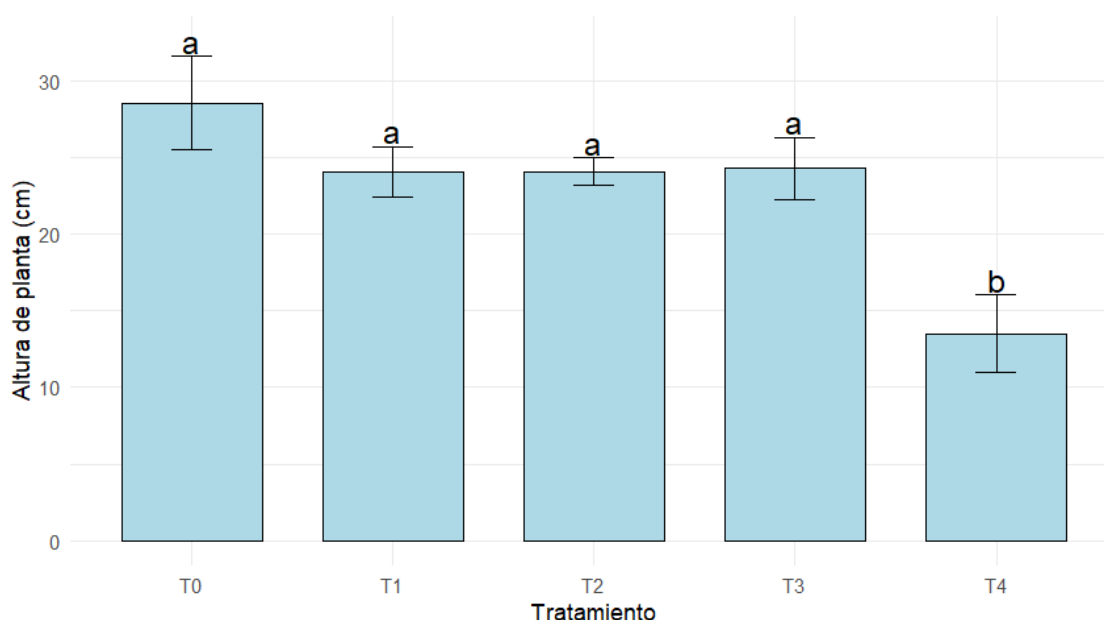
El análisis de comparación de medias (Tukey, $p < 0,05$) indicó que los tratamientos T0, T1, T2 y T3 no presentaron diferencias significativas entre sí, mientras que el tratamiento T4 (riego cada 10 días) mostró valores significativamente menores de altura en comparación con el resto. Este resultado sugiere que la reducción del

crecimiento se manifiesta de forma marcada únicamente bajo condiciones de mayor restricción hídrica.

Desde el punto de vista fisiológico, la disminución del crecimiento en condiciones de menor disponibilidad hídrica puede atribuirse a una reducción en la turgencia celular, lo que limita la expansión de los tejidos y, en consecuencia, el desarrollo de la planta (Reyes-Matamoros et al., 2014; Taiz & Zeiger, 2013). En este sentido, los resultados obtenidos indican que *Bidens pilosa* presenta cierta tolerancia a condiciones moderadas de déficit hídrico, manteniendo su crecimiento sin diferencias significativas hasta intervalos de riego intermedios, pero mostrando una disminución marcada bajo condiciones más restrictivas.

Adicionalmente, el estrés hídrico induce el cierre estomático como mecanismo de regulación del balance hídrico, lo que reduce la pérdida de agua por transpiración, pero también limita la entrada de CO₂ y la tasa fotosintética (De Freitas et al., 2021; Moreno, 2009). Esta restricción en la asimilación de carbono contribuye a una menor producción de biomasa y, por ende, a la reducción del crecimiento observada en los tratamientos con mayor intervalo entre riegos.

Figura 12
Altura de planta según frecuencia de riego



Nota. Medias con distintas letras son estadísticamente diferentes ($p < 0,05$) entre tratamientos.

4.2.1.2 Efecto del tratamiento sobre el número de hojas

El análisis de varianza evidenció un efecto altamente significativo del tratamiento sobre el número de hojas ($p = 2,94 \times 10^{-9}$).

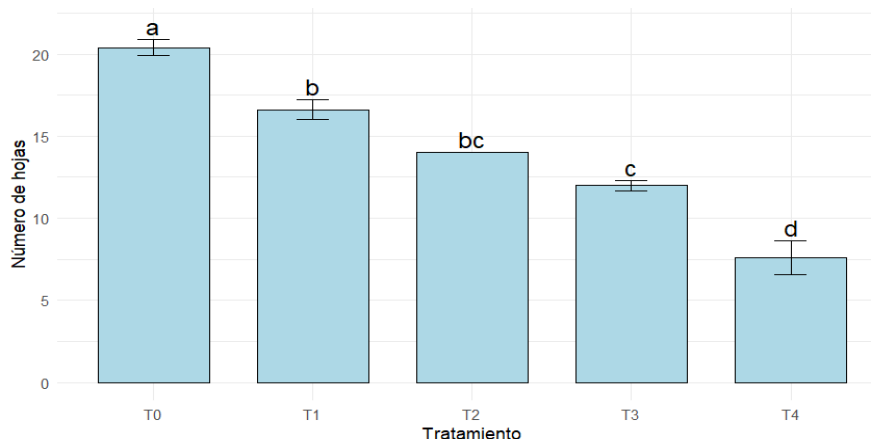
La Figura 13 presenta el número promedio de hojas de *Bidens pilosa* en los distintos tratamientos. Se observa una disminución progresiva del número de hojas a medida que aumenta el intervalo entre riegos, lo que evidencia una respuesta negativa del desarrollo foliar frente al incremento del déficit hídrico.

El análisis de comparación de medias (Tukey, $p < 0,05$) indicó diferencias significativas entre tratamientos. El tratamiento T0 presentó los valores más altos, seguido por T1, mientras que los tratamientos T3 y T4 registraron los valores más bajos. El tratamiento T2 ocupó una posición intermedia, sin diferir significativamente de T1 ni de T3, lo que sugiere una respuesta gradual del número de hojas frente al aumento del estrés hídrico.

Desde el punto de vista fisiológico, el número de hojas constituye un indicador clave del crecimiento vegetativo, dado que las hojas representan el principal órgano fotosintético. La reducción observada bajo condiciones de menor disponibilidad hídrica puede asociarse a limitaciones en la expansión celular y en la formación de nuevos tejidos, como consecuencia de la disminución del potencial hídrico y de la turgencia celular.

En este sentido, los resultados obtenidos indican que *Bidens pilosa* reduce su desarrollo foliar a medida que se intensifica el déficit hídrico, lo que puede interpretarse como una estrategia adaptativa orientada a disminuir la superficie transpirante y, por ende, la pérdida de agua. Sin embargo, esta reducción también implica una menor capacidad fotosintética potencial, lo que podría afectar la acumulación de biomasa en condiciones de estrés prolongado.

Figura 13
Número de hojas según frecuencia de riego



Nota. Medias con distintas letras son estadísticamente diferentes ($p < 0,05$) entre tratamientos.

4.2.1.3 Efecto de los tratamientos sobre el grosor del tallo

El análisis de varianza evidenció un efecto altamente significativo del tratamiento sobre el diámetro del tallo ($p = 5,75 \times 10^{-8}$), mientras que el efecto del bloque no resultó significativo ($p = 0,6350$), indicando que las diferencias observadas responden principalmente a la frecuencia de riego aplicada.

La Figura 14 muestra una disminución progresiva del diámetro del tallo a medida que aumenta el intervalo entre riegos. El análisis de comparación de medias (Tukey, $p < 0,05$) indicó que los tratamientos T0 y T1 presentaron los mayores valores, mientras que T2, T3 y T4 no difirieron entre sí, evidenciando que el crecimiento radial se ve afectado desde niveles intermedios de déficit hídrico.

Este comportamiento es consistente con lo observado en otras variables del presente estudio, como el número de hojas y la altura de planta, donde también se registró una reducción del crecimiento a medida que se intensificó el estrés hídrico. Sin embargo, el diámetro del tallo mostró una mayor sensibilidad, ya que la disminución significativa se manifestó en tratamientos menos restrictivos en comparación con la altura, la cual solo se redujo de forma marcada en el tratamiento más severo.

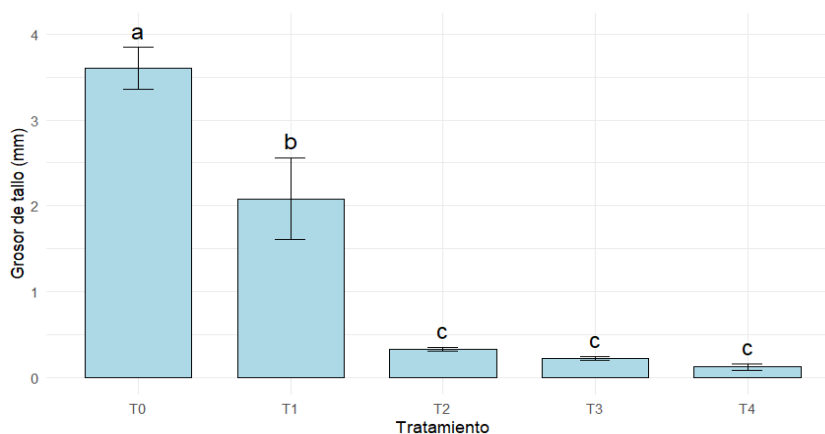
Desde el punto de vista fisiológico, la reducción del diámetro del tallo bajo condiciones de déficit hídrico puede explicarse por una disminución de la turgencia celular y de la actividad meristemática, lo que limita la expansión radial de los tejidos (Taiz & Zeiger, 2013). Este efecto ha sido ampliamente documentado en condiciones de estrés hídrico, donde la restricción en el crecimiento estructural ocurre como

consecuencia de la reducción en la disponibilidad de agua y en la presión de turgor necesaria para la expansión celular (Reyes-Matamoros et al., 2014).

Asimismo, la menor disponibilidad hídrica induce el cierre estomático, reduciendo la asimilación de carbono y, en consecuencia, la producción de fotoasimilados (De Freitas et al., 2021; Moreno, 2009). Este proceso no solo afecta el crecimiento longitudinal, sino también el desarrollo de tejidos de sostén, lo que podría explicar la reducción del diámetro del tallo observada en los tratamientos con menor frecuencia de riego.

En conjunto, estos resultados indican que el crecimiento estructural de *Bidens pilosa* es altamente sensible al déficit hídrico, mostrando una reducción temprana frente a condiciones de estrés moderado, lo que sugiere una limitación en la capacidad de la especie para sostener el desarrollo del tallo bajo condiciones de baja disponibilidad de agua.

Figura 14
Grosor de tallo según frecuencia de riego



Nota. Medias con distintas letras son estadísticamente diferentes ($p < 0,05$) entre tratamientos.

4.2.1.4 Efecto de los tratamientos sobre el peso seco de la parte aérea

La Figura 15 muestra la biomasa seca aérea de *Bidens pilosa* bajo las distintas frecuencias de riego. Se observa una disminución general de la biomasa a medida que aumenta el intervalo entre riegos, evidenciando una respuesta negativa de la producción de materia seca frente al incremento del déficit hídrico.

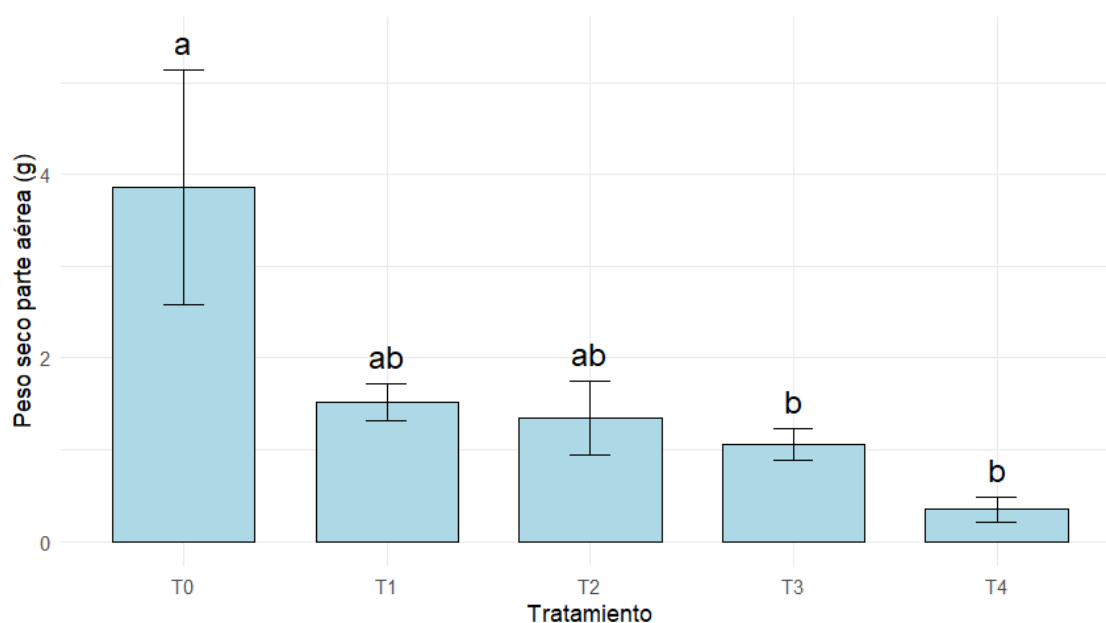
El análisis de comparación de medias (Tukey, $p < 0,05$) indicó que el tratamiento T0 presentó los valores más altos de biomasa, diferenciándose de los tratamientos con menor disponibilidad hídrica. Los tratamientos T1 y T2 mostraron valores intermedios,

sin diferir significativamente ni del tratamiento con mayor riego ni de algunos tratamientos con mayor restricción, mientras que T3 y T4 registraron los valores más bajos.

Desde el punto de vista fisiológico, la reducción de la biomasa bajo condiciones de déficit hídrico puede explicarse por la disminución de la tasa fotosintética, asociada al cierre estomático y a la reducción en la disponibilidad de CO₂ (De Freitas et al., 2021; Moreno, 2009) Asimismo, la menor turgencia celular limita la expansión de los tejidos, reduciendo el crecimiento y la acumulación de materia seca (Taiz & Zeiger, 2013).

Figura 15

Peso seco de la parte aérea según frecuencia de riego



Nota. Medias con distintas letras son estadísticamente diferentes ($p < 0,05$) entre tratamientos.

4.2.2 Dinámica del consumo de agua bajo diferentes frecuencias de riego

El análisis de la transpiración mediante un modelo lineal mixto para medidas repetidas evidenció efectos significativos del tratamiento ($F=13738,2$; $p < 0,0001$), de la fecha ($F=59,0$; $p < 0,0001$) y de la interacción tratamiento x fecha ($F=61,9$; $p < 0,0001$), mientras que el efecto del bloque no resultó significativo ($F=0,2$; $p=0,9268$). Estos resultados indican que el consumo de agua varió entre tratamientos y a lo largo del tiempo, y que la magnitud de estas diferencias depende del momento de evaluación.

La Figura 16 muestra la dinámica de pérdida de agua de las plantas bajo los distintos tratamientos de frecuencia de riego. Se observa que el tratamiento T0 presentó

consistentemente los mayores valores de consumo de agua, mientras que T4 registró los valores más bajos durante todo el período experimental. Los tratamientos intermedios (T1, T2 y T3) mostraron valores intermedios y mantuvieron un gradiente relativamente ordenado entre sí.

A medida que avanzó el experimento, la separación entre tratamientos se hizo más evidente, lo que refleja una intensificación del efecto del déficit hídrico sobre el consumo de agua. Este comportamiento es consistente con la significancia de la interacción tratamiento \times fecha, indicando que las diferencias entre tratamientos no fueron constantes, sino que se acentuaron con el progreso del estrés hídrico.

El análisis por fechas mostró que, en etapas iniciales del experimento, algunos tratamientos no presentaron diferencias significativas entre sí. Sin embargo, en evaluaciones posteriores se estableció un gradiente más definido, con un orden general de $T0 > T1 > T2 > T3 > T4$, con variaciones menores en fechas puntuales.

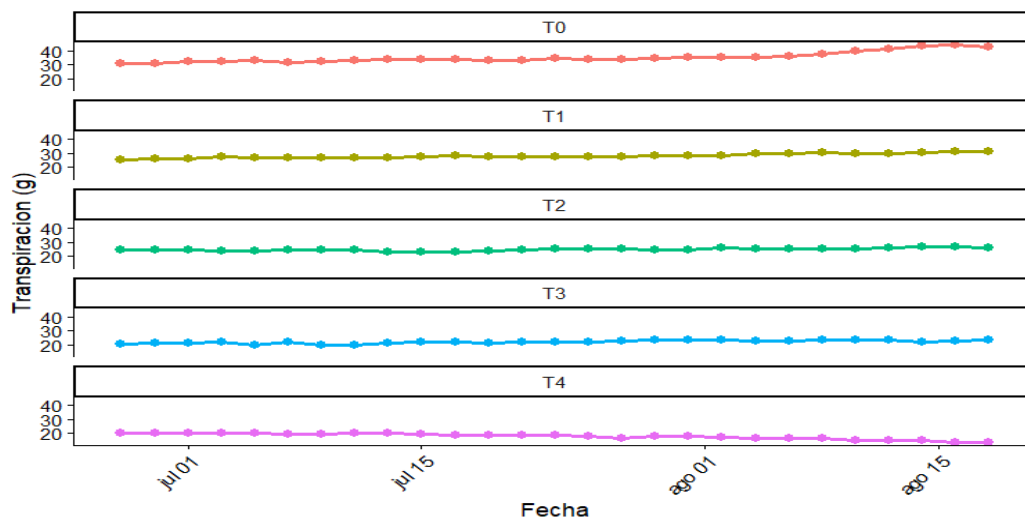
Desde el punto de vista fisiológico, la disminución del consumo de agua bajo condiciones de menor disponibilidad hídrica se asocia principalmente al cierre estomático, mecanismo que permite a la planta reducir la pérdida de agua por transpiración (Taiz & Zeiger, 2013). Este ajuste fisiológico, si bien contribuye a mantener el estado hídrico de la planta, también limita la entrada de CO_2 , reduciendo la tasa fotosintética y afectando la producción de biomasa (De Freitas et al., 2021; Moreno, 2009).

Este comportamiento es consistente con lo observado en las variables morfológicas y de biomasa del presente estudio, donde los tratamientos con menor frecuencia de riego presentaron una reducción en el número de hojas, el diámetro del tallo y el peso seco de la parte aérea. En este sentido, la disminución del consumo de agua refleja una respuesta fisiológica clave frente al déficit hídrico, que permite a la planta regular su balance hídrico, aunque a costa de limitar su crecimiento.

En conjunto, los resultados indican que la frecuencia de riego afecta de manera directa el consumo de agua de *Bidens pilosa*, y que este efecto se intensifica con el tiempo, evidenciando un ajuste progresivo de la planta frente al estrés hídrico.

Figura 16

Dinámica de pérdida de agua en plantas según tratamiento



4.2.3 Resultados del clorofilómetro

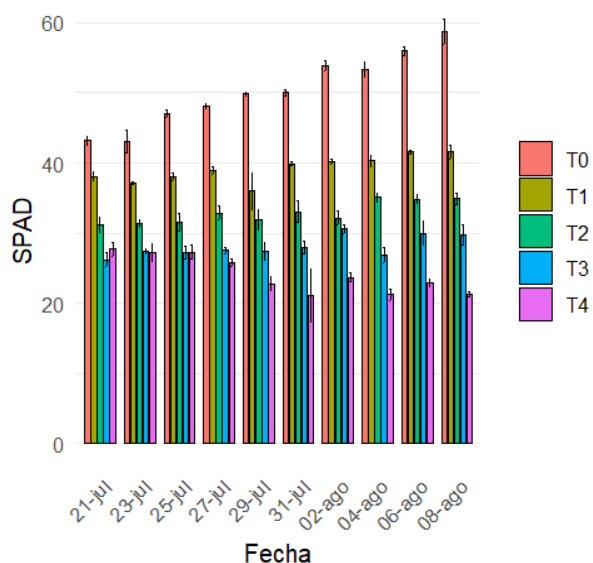
El análisis mostró efecto significativo del tratamiento ($p < 2.2e-16$), de la fecha ($p = 1.614e-11$) y de la interacción tratamiento x fecha ($p < 2.2e-16$), mientras que el bloque no fue significativo ($p = 0.6133$). Esto indica que el intervalo de riego afectó el SPAD y que la magnitud de esa respuesta varió a lo largo del tiempo.

Se observa la evolución del índice SPAD de *Bidens pilosa* a lo largo de las diez fechas de evaluación bajo los distintos tratamientos de disponibilidad de agua (T0–T4).

Los resultados mostraron un efecto altamente significativo del tratamiento de la fecha y de la interacción tratamiento x fecha, mientras que el bloque no resultó significativo. Esto indica que el índice SPAD fue afectado tanto por los niveles de disponibilidad de agua como por el momento de medición, y que las diferencias entre tratamientos no se mantuvieron constantes a lo largo del tiempo.

En términos generales, los tratamientos con mayor disponibilidad hídrica (T0 y T1) mantuvieron valores de SPAD más altos durante todo el período de evaluación. En cambio, los tratamientos con menor contenido de agua en el suelo mostraron valores más bajos, hacia las últimas fechas del experimento. A medida que avanzaron las mediciones, las diferencias entre tratamientos se hicieron más marcadas, lo que sugiere que el efecto del déficit hídrico sobre esta variable fisiológica fue aumentando con el tiempo.

Figura 17
Evolución temporal del SPAD

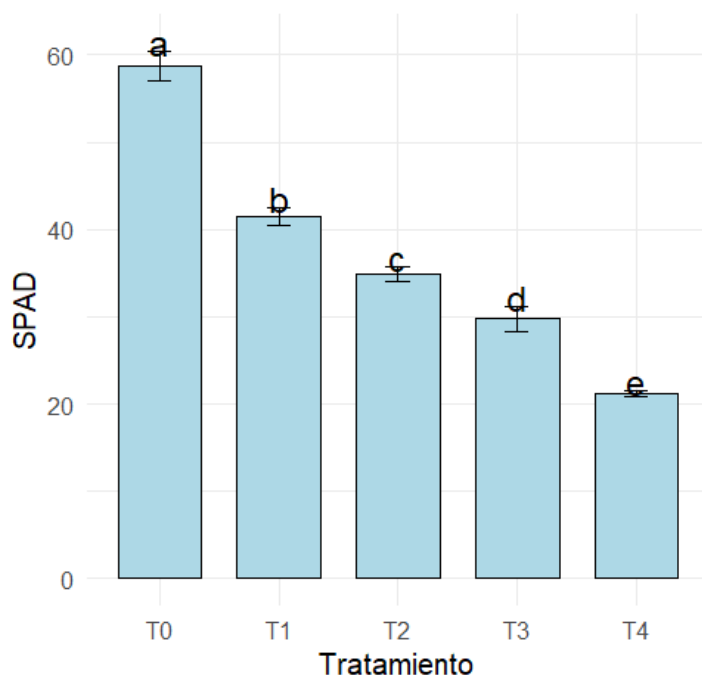


La figura 18 muestra los valores del índice SPAD correspondientes a la última fecha de evaluación para los distintos tratamientos de disponibilidad de agua. En esta fecha, se realizó un ANOVA para DBCA, donde el tratamiento fue significativo ($p=1.82e-12$) y el bloque no fue significativo ($p=0.333$). Los supuestos del modelo se cumplieron (Shapiro $p=0.905$; Levene $p=0.2773$). Las diferencias entre tratamientos fueron claras y reflejan el efecto acumulado del déficit hídrico a lo largo del experimento.

La comparación de medias mediante Tukey mostró diferencias entre todos los tratamientos, con medias de 58.75, 41.54, 34.88, 29.74 y 21.23 para T0, T1, T2, T3 y T4, respectivamente.

En términos generales, se observa una disminución progresiva del índice SPAD a medida que disminuye la disponibilidad de agua. Esto se debe a que el estrés hídrico afectó el contenido relativo de clorofila en las hojas, lo que se ve reflejado en los menores valores obtenidos en los tratamientos con menor frecuencia de riego. En conjunto, estos resultados muestran el efecto final del déficit hídrico sobre esta variable fisiológica en *Bidens pilosa*.

Figura 18
Índice SPAD en la última fecha de evaluación



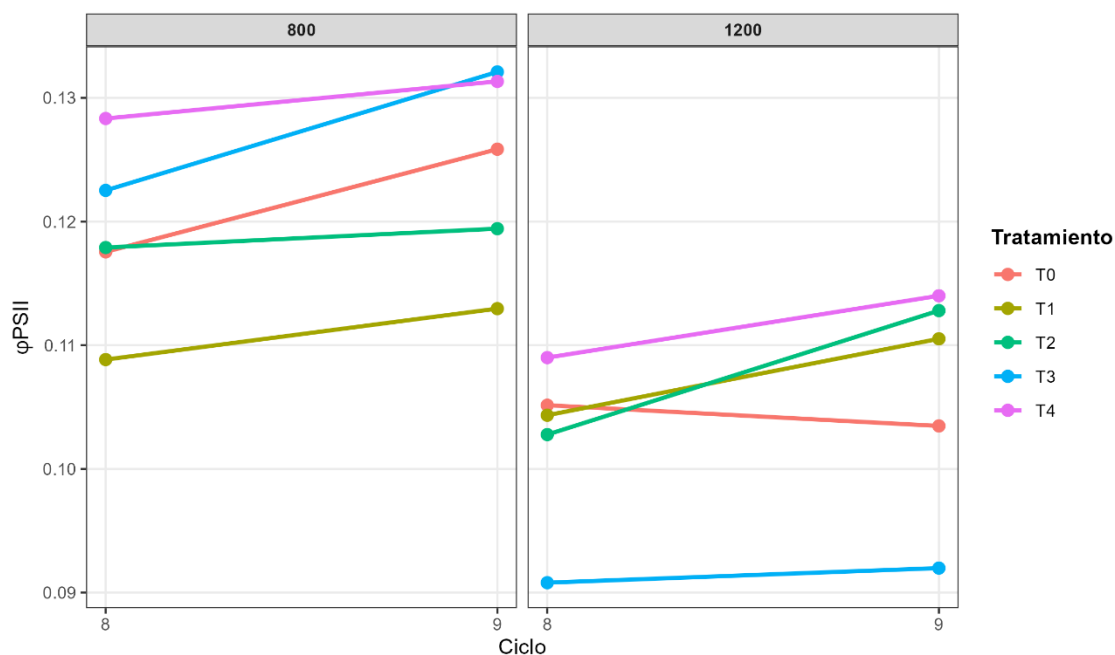
Nota. Medias con distintas letras son estadísticamente diferentes ($p < 0,05$) entre tratamientos.

4.2.4 Respuestas fotoquímicas evaluadas mediante fluorescencia de clorofila

La eficiencia fotoquímica del fotosistema II (Φ_{PSII}) mostró variaciones entre tratamientos sin evidenciar un patrón consistente en función del intervalo entre riegos (Figura 19). Bajo $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, los valores fueron relativamente similares entre tratamientos, mientras que bajo $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ se observó una mayor dispersión, con algunos tratamientos presentando valores más bajos. La ausencia de una tendencia clara contrasta con lo observado en el experimento de capacidad de campo, donde Φ_{PSII} respondió de manera ordenada al nivel de estrés hídrico. Esta diferencia puede atribuirse a que, en el presente experimento, el tratamiento no impuso un nivel hídrico constante, sino una alternancia entre períodos de secado y rehidratación. En consecuencia, la eficiencia fotoquímica refleja un estado fisiológico transitorio, dependiente del momento dentro del ciclo hídrico, más que una condición estable de la planta.

Figura 19

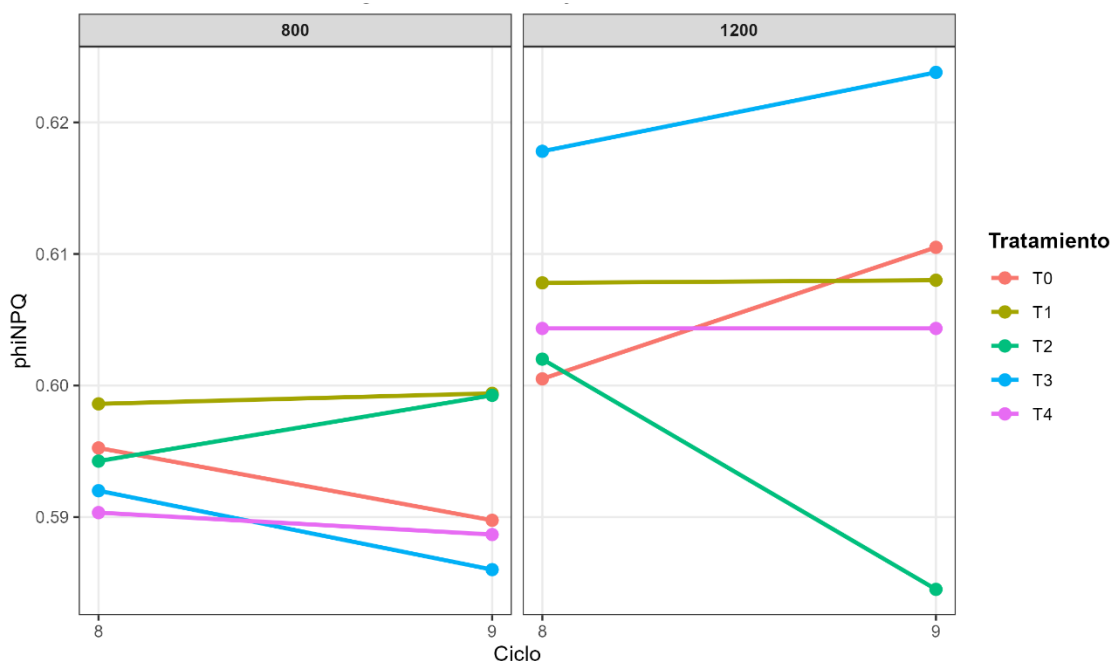
Eficiencia fotoquímica del PSII en ciclos 8 y 9 a 800 y 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$



En relación con la disipación regulada de energía (PhiNPQ), los valores fueron similares entre tratamientos bajo 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que bajo 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ se observaron diferencias más marcadas, sin una tendencia consistente asociada al intervalo entre riegos (Figura 20). Este comportamiento sugiere que la activación de mecanismos fotoprotectores no depende únicamente de la intensidad del déficit hídrico, sino también del estado hídrico momentáneo de la planta. A diferencia del experimento de capacidad de campo, donde el aumento de NPQ se asoció con mayores niveles de estrés, en este caso la respuesta es más variable, indicando que las plantas alternan entre estados de uso eficiente de la energía y estados de disipación, en función de la disponibilidad hídrica reciente.

Figura 20

Disipación regulada de energía (PhiNPQ) en ciclos 8 y 9 a 800 y 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

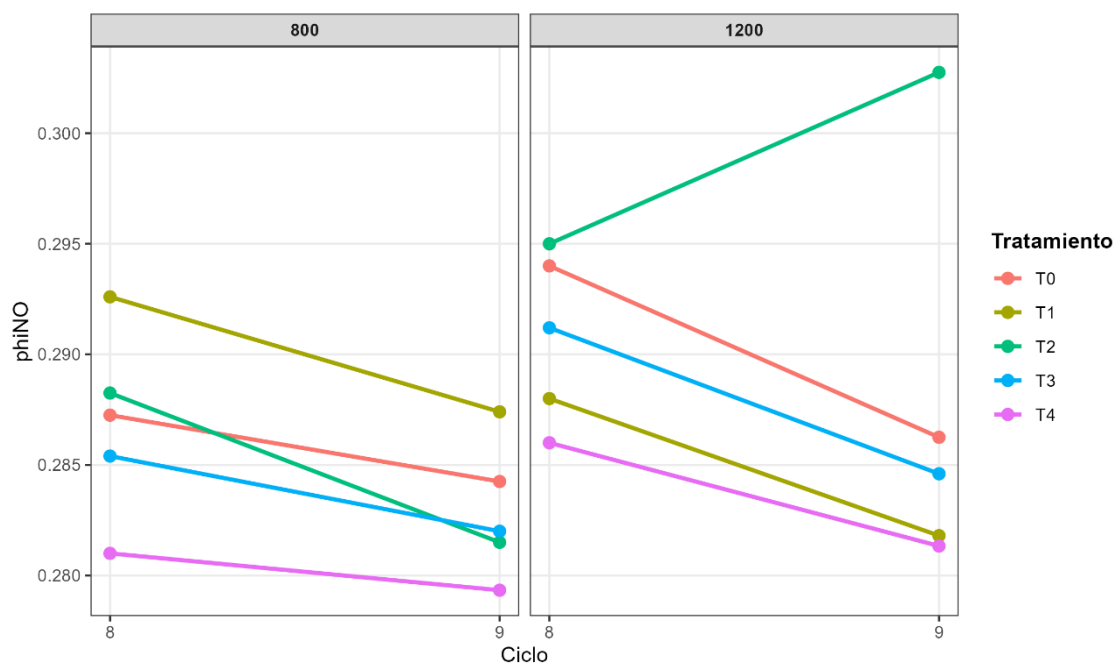


Por su parte, la disipación no regulada de energía (PhiNO) presentó valores relativamente similares entre tratamientos bajo 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que bajo 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ se observó un incremento marcado en uno de los tratamientos intermedios (Figura 21). Este resultado indica que el riesgo de daño fotoquímico no se asocia linealmente con el aumento del intervalo entre riegos. En particular, los valores elevados en tratamientos intermedios sugieren que las plantas pueden mantener una alta actividad fotosintética bajo condiciones parcialmente limitantes, lo que incrementa el riesgo de disipación no regulada de energía. En contraste, en los tratamientos con mayor intervalo entre riegos, la reducción de la actividad fisiológica podría limitar la absorción de energía, disminuyendo el riesgo de daño fotoquímico.

En conjunto, estos resultados indican que la respuesta fotoquímica de *Bidens pilosa* frente al déficit hídrico depende no solo de la intensidad del estrés, sino también de su dinámica temporal. Mientras que el estrés constante, como el impuesto en el experimento de capacidad de campo, genera respuestas más predecibles y ordenadas, el estrés intermitente produce patrones más variables, asociados a la alternancia entre períodos de estrés y recuperación. Esta interpretación es consistente con los resultados observados en las variables de crecimiento, consumo de agua y contenido de clorofila (SPAD), donde sí se evidenciaron efectos acumulativos del déficit hídrico, aunque no necesariamente reflejados de forma directa en las variables fotoquímicas evaluadas en momentos puntuales.

Figura 21

Disipación no regulada de energía (Φ_{iNO}) en ciclos 8 y 9 a 800 y 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$



5. CONCLUSIONES

Bidens pilosa respondió al déficit hídrico reduciendo su crecimiento y modificando su funcionamiento fisiológico, lo que confirmó la hipótesis planteada.

La disponibilidad hídrica constante generó respuestas más claras y ordenadas que el estrés impuesto mediante intervalos de riego, lo que indicó que la intensidad y la forma en que ocurre el déficit condicionan la magnitud de la respuesta de la especie.

El déficit hídrico sostenido afectó de forma acumulativa el crecimiento, el consumo de agua y el contenido relativo de clorofila, evidenciando una progresiva limitación del estado fisiológico de las plantas a medida que disminuía el agua disponible en el suelo.

En cambio, el estrés hídrico intermitente produjo respuestas más variables, especialmente en las variables fotoquímicas, lo que sugirió que la planta no alcanzó un estado fisiológico estable, sino que alterna entre fases de estrés y recuperación.

La fluorescencia de clorofila mostró que la respuesta fotoquímica de *Bidens pilosa* no fue lineal. Bajo condiciones moderadas de estrés se observaron señales de aclimatación, mientras que en condiciones más restrictivas se evidenciaron limitaciones en la eficiencia fotoquímica y mayor activación de mecanismos de disipación de energía.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Baker, N. R. (2008). Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 89-113. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>
- Balbinot Júnior, A. A., & Fleck, N. G. (2005). Manejo de plantas daninhas na cultura de milho em função do arranjo espacial de plantas e características dos genótipos. *Ciência Rural*, 34(6), 245-252. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782005000100042>
- Biffe, D. F., Constantin, J., & de Oliveira Júnior, R. S. (2018). Interferência das plantas daninhas nas plantas cultivadas. En J. U. T. Brandão Filho, P. S. L. de Freitas, L. O. S. Berian & R. Goto (Orgs.), *Hortaliças-fruto* (pp. 339-355). Editora da Universidade Estadual de Maringá. <https://www.bibliotecaagpatea.org.br/agricultura/olericultura/livros/HORTALICAS%20FRUTO.pdf>
- Chaves, M. M., Flexas, J., & Pinheiro, C. (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103(4), 551-560. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn125>
- Craine, J. M., & Dybzinski, R. (2013). Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology*, 27(4), 833-840. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12081>
- De Freitas, M. A. M. (2018). *Déficit hídrico sobre indicadores de crescimento e fisiológicos de Bidens pilosa L. e Bidens subalternans DC* [Tesis de maestría, Universidade Federal Rural do Semi-Árido]. Repositório Digital da Ufersa. <https://repositorio.ufersa.edu.br/handle/prefix/869>
- De Freitas, M. A. M., Lins, H. A., Souza, M. D. F., Carneiro, G. D. O. P., Mendonça, V., & Silva, D. V. (2021). Water deficit on growth and physiological indicators of *Bidens pilosa* L. and *Bidens subalternans* DC. *Revista Caatinga*, 34(2), 388-397. <https://doi.org/10.1590/1983-21252021v34n215rc>
- Deiss, L., Moraes, A., Pelissari, A., Franzluebbbers, A. J., Neto, F. S., Pontes, L. S., Barro, R. S., & Szymczak, L. S. (2017). Weed competition with soybean in no-tillage agroforestry and sole-crop systems in subtropical Brazil. *Planta Daninha*, 35, Artículo e017170777. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582017350100070>
- Dellepiane, A. Q., Kaspary, T. E., & García, A. M. (2023). Malezas en sistemas ganaderos y agrícolas. En G. P. García-Inza, J. M. Paruelo, & R. Zoppolo (Eds.), *Aportes científicos y tecnológicos del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) del Uruguay a las trayectorias agroecológicas* (pp. 107-130). Ediciones CICCUS. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/17223/1/Aportes-cientificos-y-tecnologicos-del-INIA-a-trayectorias-agroecologicas.pdf>

- Flexas, J., & Medrano, H. (2002). Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: Stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 89(2), 183-189. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf027>
- Floss, E. L. (2008). *Fisiología de plantas cultivadas* (4ª ed.). Agrolivros.
- Freitas, F. C. L., Medeiros, V. F. L. P., Grangeiro, L. C., Silva, M. G. O., Nascimento, P. G. M. L., & Nunes, G. H. (2009). Interferência de plantas daninhas na cultura do feijão-caupi. *Planta Daninha*, 27(2), 241-247. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582009000200005>
- Larcher, W. (2006). *Ecofisiología vegetal*. Rima.
- Lawlor, D. W., & Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell & Environment*, 25(2), 275-294. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00814.x>
- Ledent, J. F. (2002). *Manual: Déficit hídrico y crecimiento de las plantas: Respuestas al déficit hídrico: Comportamiento morfofisiológico: Modelado del crecimiento de las plantas*. CIP; Fundación PROINPA. <https://books.google.co.ve/books?id=PwFVyZtO01AC&printsec=frontcover#v=onepage&q&f=false>
- Llusia, J., Roahtyn, S., Yakir, D., Rotenberg, E., Seco, R., Guenther, A., & Peñuelas, J. (2016). Photosynthesis, stomatal conductance and terpene emission response to water availability in dry and mesic Mediterranean forests. *Trees*, 30(3), 749-759. <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1317-x>
- Moreno, L. P. (2009). Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico: Una revisión. *Agronomía Colombiana*, 27(2), 179-191.
- Müller, P., Li, X.-P., & Niyogi, K. K. (2001). Non-photochemical quenching: A response to excess light energy. *Plant Physiology*, 125(4), 1558-1566. <https://doi.org/10.1104/pp.125.4.1558>
- Negin, B., & Moshelion, M. (2016). The evolution of the role of ABA in the regulation of water-use efficiency: From biochemical mechanisms to stomatal conductance. *Plant Science*, 251, 82-89. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.05.007>
- Oliveira Júnior, R. S., Constantin, J., & Inoue, M. H. (Eds.). (2011). *Biología e manejo de plantas daninhas*. Omnipax.
- Píriz Pezzutto, S. (2023). *Adaptación del meristemo radicular a condiciones de estrés osmótico: Un enfoque integrado desde la expansión celular hasta la expresión génica* [Tesis de maestría]. Universidad de la República.

- Porcile, J. F., Díaz, E. D., Tamosiunas, M., & Amaro, C. (1995). Importancia de las malezas en la producción forestal. En A. Ríos & G. Fernández (Eds.), *XII Congreso Latinoamericano de Malezas: 21 al 23 de marzo de 1995 Montevideo, Uruguay: Conferencias y trabajos* (pp. 470-478). INIA.
<https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/8390/1/st-56A-1995-p.470-478.pdf>
- Potters, G., Pasternak, T. P., Guisez, Y., Palme, K. J., & Jansen, M. A. (2007). Stress-induced morphogenic responses: Growing out of trouble. *Trends in Plant Science*, 12(3), 98-105.
- Prieto Ruiz, J. A., Cornejo Oviedo, E. H., Návar, J., Domínguez Calleros, P. A., Marmolejo Moncivais, J. G., & Jiménez Pérez, J. (2004). Estrés hídrico en *Pinus engelmannii* Carr. producido en vivero. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 13(3), 443-451.
- Procópio, S. O., Santos, J. B., Silva, A. A., & Costa, L. C. (2008). Análise do crescimento e eficiência no uso da água pelas culturas de soja e do feijão e por plantas daninhas. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 24(5), 1345-1351.
<https://doi.org/10.4025/actasciagron.v24i0.2379>
- Procópio, S. O., Santos, J. B., Silva, A. A., Donagemma, G. K., & Mendonça, E. S. (2004). Ponto de murcha permanente de soja, feijão e plantas daninhas. *Planta Daninha*, 22(1), 35-41. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582004000100005>
- Procópio, S. O., Santos, J. B., Silva, A. A., Martinez, C. A., & Werlang, R. C. (2004). Características fisiológicas das culturas de soja e feijão e de três espécies de plantas daninhas. *Planta Daninha*, 22(2), 211-216.
<https://doi.org/10.1590/S0100-83582004000200006>
- Reyes-Matamoros, J., Martínez-Moreno, D., Rueda-Luna, R., & Rodríguez-Ramírez, T. (2014). Efecto del estrés hídrico en plantas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) en condiciones de invernadero. *Revista Iberoamericana de Ciencias*, 1(2), 191-203. <http://www.reibci.org/publicados/2014/julio/2200132.pdf>
- Sánchez-Díaz, M., & Aguirreolea, J. (2008). Absorción de agua por la raíz y transporte por el xilema. En J. Azcón-Bieto & M. Talón (Eds.), *Fundamentos de fisiología vegetal* (2ª ed., pp. 57-79). McGraw-Hill.
- 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(3), 215-225. <https://doi.org/10.1016/j.crvl.2008.01.002>
- Steadman, K. J., Ellery, A. J., Chapman, R., Moore, A., & Turner, N. C. (2004). Maturation temperature and rainfall influence seed dormancy characteristics of annual ryegrass (*Lolium rigidum*). *Australian Journal of Agricultural Research*, 55(10), 1047-1057.
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2006). *Plant Physiology*. Sinauer Associates.
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2013). *Fisiología vegetal* (5ª ed.). Artmed.

- Tardin, F., de Almeida Filho, J., Oliveira, C. M., Leite, C. E. P., Menezes, C., Magalhães, P., Rodrigues, J. A. S., & Schaffert, R. (2013). Avaliação agronômica de híbridos de sorgo granífero cultivados sob irrigação e estresse hídrico. *Revista Brasileira de Milho e Sorgo*, 12, 102-117.
- Tombesi, S., Nardini, A., Frioni, T., Soccolini, M., Zadra, C., Farinelli, D., Poni, S., & Palliotti, A. (2015). Stomatal closure is induced by hydraulic signals and maintained by ABA in drought-stressed grapevine. *Scientific Reports*, 5, Artículo e12449. <https://doi.org/10.1038/srep12449>
- Uzildaya, B., Turkan, I., Sekmen, A. H., Ozgur, R., & Karakaya, H. C. (2012). Comparison of ROS formation and antioxidant enzymes in *Cleome gynandra* (C₄) and *Cleome spinosa* (C₃) under drought stress. *Plant Science*, 182, 59-70. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.03.015>
- Valladares, F., Vilagrosa, A., Peñuelas, J., Ogaya, R., Camarero, J. J., Corcuera, L., Sisó, S., & Gil-Pelegrín, E. (2004). Estrés hídrico: Ecofisiología y adaptación de las plantas. En F. Valladares (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 163-190). Organismo Autónomo Parques Nacionales. https://www.researchgate.net/publication/267260569_Estres_hidrico_ecofisiologia_y_escalas_de_la_sequia