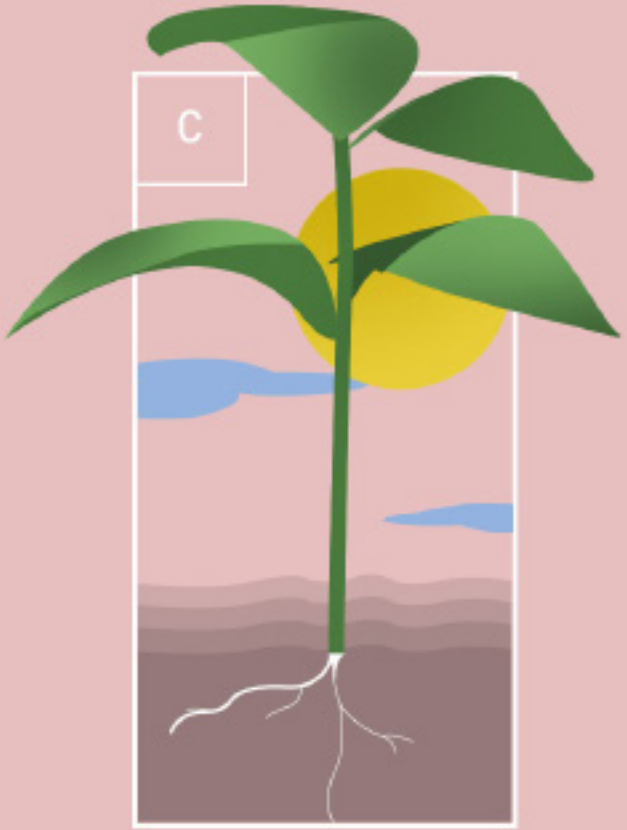
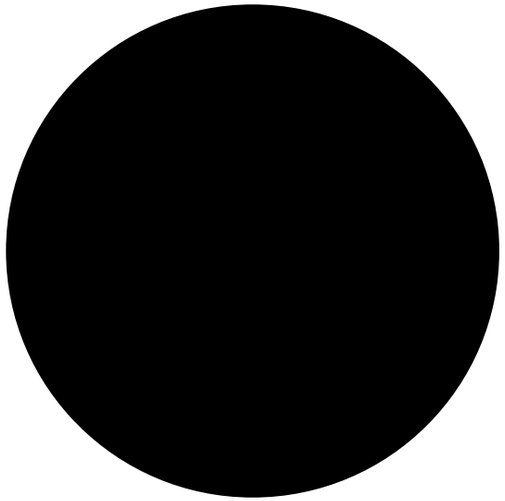
Ediciones UTM

Fisiología Vegetal

VOLUMEN I: nutrición hídrica y mineral de las plantas

Antonio Torres, Eduardo Héctor, Jorge Cué, Marcelo Cevallos





Colección libros de texto

UNIVERSIDAD TÉCNICA
DE MANABÍ

Ciencias
de la vida

C

Ediciones
UTM

Fisiología Vegetal
VOLUMEN I: nutrición hídrica y mineral de las plantas

Antonio Torres García
Ingeniero Agrónomo. PhD. en Ciencias Agrícolas y Forestales. Profesor Titular Principal. Universidad Técnica de Manabí. Portoviejo, Manabí, Ecuador.
Eduardo Fidel Héctor Ardisana
Ingeniero Agrónomo. PhD. en Ciencias Agrícolas. Profesor Titular Principal. Universidad Técnica de Manabí. Portoviejo, Manabí, Ecuador.
Jorge Luis Cué García
Ingeniero Agrónomo. PhD. en Ciencias Agrícolas. Profesor Titular Principal. Universidad Técnica del Norte Ibarra, Imbabura, Ecuador.
Marcelo Cevallos Vallejos
Ingeniero Agrónomo. PhD. en Ciencias Agrícolas. Profesor Titular Principal. Rector de la Universidad Técnica del Norte, Ibarra, Imbabura, Ecuador.

©Ediciones UTM- Universidad Técnica de Manabí

Edición: Diana Zavala Reyes
Coordinador de publicaciones: Norberto Pelegrín Entenza
Diagramación: Henry Flores

Este libro ha sido examinado y valorado por evaluadores ajenos a la Universidad Técnica de Manabí, con el fin de garantizar la calidad científica del mismo.

ISBN: 978-9942-948-16-8
Marzo 2018

Universidad Técnica de Manabí
Ediciones UTM-Unidad de Cooperación Universitaria
www.utm.edu.ec
ediciones@utm.edu.ec
Teléfono: 2 265614
Dirección: Av. Urbina y Che Guevara
Portoviejo- Manabí- Ecuador

La presente obra tiene un licenciamiento Creative Commons. Usted es libre de compartir, copiar, distribuir y comunicar públicamente los contenidos bajo las siguientes condiciones:

Atribución: Debe reconocer los créditos de cada uno de los contenidos de la manera especificada por el licenciante.
No comercial: No puede utilizar esta obra para fines comerciales
Sin obras derivadas: No se puede alterar, transformar o generar una obra derivada a partir de esta obra.

C

Ciencias de la vida

Fisiología Vegetal

VOLUMEN I: nutrición hídrica y mineral de las plantas

CONTENIDO

Capítulo. 1
Introducción a la Fisiología Vegetal
Capítulo. 2
La fisiología de las relaciones hídricas en las plantas superiores
Capítulo. 3
La fisiología de la nutrición mineral en las plantas superiores

Capítulo 1

1.1. Significado de las plantas para la vida en la Tierra.....**26**
1.2. Concepto de Fisiología Vegetal.....**28**
1.3. Desarrollo de la Fisiología Vegetal como ciencia.....**30**
1.4. Importancia de la Fisiología Vegetal para la producción vegetal.....**32**
1.5. Relación de la Fisiología Vegetal con otras ciencias.....**36**
1.5.1. La Fisiología Vegetal y las Ciencias Básicas.....**36**
1.5.2. La Fisiología Vegetal y las Ciencias Biológicas.....**37**
1.5.3. La Fisiología Vegetal y las Ciencias Agronómicas.....**38**
1.6. Aspectos básicos de las respuestas fisiológicas al cambio climático...**38**
1.7. Recomendaciones para la realización de la autoevaluación del aprendizaje.....**44**
1.8. Lecturas recomendadas.....**44**
1.9. Bibliografía.....**45**
1.10. Resumen.....**50**
1.11. Actividades.....**51**
1.12. Glosario.....**51**
1.13. Solucionario.....**52**

Capítulo 2

2.1. El agua en el suelo.....**57**
2.1.1. La textura y la capacidad de retención hídrica de los suelos.....**58**
2.1.2. Capacidad de campo y punto de marchitez.....**59**
2.1.3. El potencial hídrico en el suelo.....**62**
2.1.4. Las plantas como indicadoras del momento de riego.....**64**
2.2. Importancia del agua para las plantas.....**66**
2.3. Contenido hídrico en las plantas.....**67**
2.4. Relaciones hídricas en el nivel celular.....**73**
2.4.1. Déficit de presión de difusión (DPD).....**74**
2.4.2. El potencial hídrico celular (Ψ).....**75**
2.4.2.1. Componentes del potencial hídrico.....**76**
2.5. Absorción del agua por la planta.....**81**
2.5.1. Presión radical.....**82**
2.5.2. Las acuaporinas.....**83**
2.5.3. El movimiento del agua en la raíz.....**85**
2.5.4. Factores que influyen en la absorción del agua.....**87**
2.5.4.1. La raíz.....**87**
2.5.4.2. Factores edáficos.....**89**
2.6. El aparato estomático.....**93**

Capítulo 2

Capítulo 2

2.6.1. Los movimientos estomáticos y el rol de las membranas de las células guardas....**95**
2.6.2. Transporte de sustancias osmóticamente activas a través de las membranas....**99**
2.6.3. La luz y la concentración de CO^2 intracelular....**102**
2.6.4. Déficit de presión de vapor (DPV), temperatura, humedad relativa y viento....**104**
2.7. Transpiración....**108**
2.7.1. Importancia de la transpiración....**109**
2.7.2. Intensidad de transpiración....**110**
2.7.3. Consumo de agua por transpiración....**111**
2.7.4. Eficiencia fisiológica en el uso del agua por la planta....**112**
2.7.5. Factores que afectan a la transpiración....**120**
2.7.6. Métodos para estudiar la transpiración....**122**
2.8. Movimiento del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera (SSPA)..**123**
2.9. Balance de agua en la planta....**126**
2.10. Respuestas de indicadores de la fisiología de las relaciones hídricas al cambio climático....**136**
2.11. Lecturas recomendadas....**140**
2.12. Bibliografía....**140**
2.13. Actividades....**147**
2.14. Resumen....**147**
2.15. Glosario....**150**
2.16. Solucionario....**151**

Capítulo 3

Capítulo 3

3.1. Composición mineral de las plantas.....**156**

3.2. Nutrientes minerales esenciales.....**157**

3.3. Clasificaciones de los elementos minerales esenciales (EME).....**159**

3.3.1. Clasificaciones de los elementos minerales esenciales por sus funciones fisiológicas.....**163**

3.4. Rol del suelo, la raíz y los microorganismos en la nutrición mineral..**166**

3.4.1. El suelo.....**166**

3.4.2. La raíz.....**169**

3.4.3. Los microorganismos del suelo.....**171**

3.5. La absorción mineral.....**172**

3.6. Permeabilidad celular.....**174**

3.7. Potencial de membrana.....**177**

3.7.1. El transporte de protones como factor determinante del potencial de membrana.....**178**

3.7.2. Proteínas de transporte en las membranas.....**178**

3.7.2.1. Transportadores.....**179**

3.7.2.2. Canales iónicos.....**180**

3.7.2.3. Bombas.....**182**

3.7.3. Transporte de grandes moléculas orgánicas.....**186**

3.8. Asimilación de los nutrientes minerales.....**186**

3.9. El nitrógeno.....**187**

3.9.1. Asimilación del nitrato (NO_3-).....**189**

3.9.1.1. Regulación de la absorción y de la reducción del nitrato.....**190**

3.9.2. Asimilación del amonio (NH_4^+).....**192**

3.9.3. Absorción de formas orgánicas de nitrógeno por las plantas.....**194**

3.9.4. Funciones metabólicas del nitrógeno.....**195**

3.10. El azufre.....**197**

3.10.1. Absorción del azufre.....**197**

3.10.2. Reducción del sulfato y síntesis de cisteína.....**197**

3.10.3. Síntesis de metionina y glutatión.....**198**

3.10.4. Regulación de la asimilación del azufre.....**199**

3.10.5. Funciones del azufre.....**199**

3.11. El fósforo.....**201**

3.11.1. El fósforo como elemento estructural.....**202**

3.11.2. Rol del fósforo en la transferencia de energía.....**202**

3.11.3. Las fracciones de fósforo y el rol del fitato.....**203**

3.12. El potasio.....**205**

3.12.1. Compartimentación y concentraciones celulares.....**206**

3.12.2. Activación enzimática y síntesis proteica.....**206**

3.12.3. Fotosíntesis, respiración y transporte por el floema.....**207**

Capítulo 3

Capítulo 3

3.12.4. Osmorregulación....208
3.12.5. Extensión celular (EC)....209
3.12.6. Movimiento estomático....209
3.12.7. Movimientos násticos....210
3.12.8. Balance catión-anión....210
3.12.9. Suministro de potasio, crecimiento y rendimiento de las plantas....211
3.13. El magnesio....212
3.13.1. Síntesis de clorofila y proteínas....213
3.13.2. Activación de enzimas de fosforilación y fotosíntesis....214
3.14. El calcio....215
3.14.1. Funciones del calcio en las plantas....216
3.14.2. Estabilidad de la pared y la membrana celular y los procesos secretorios....217
3.14.3. Balance catión-anión y osmorregulación....218
3.14.4. Extensión celular y crecimiento de la planta....219
3.14.5. El calcio como segundo mensajero....220
3.15. Microelementos....221
3.15.1. El hierro....221
3.15.2. El manganeso....222
3.15.3. El cobre....222
3.15.4. El zinc....223
3.15.5. El boro....223
3.15.6. El molibdeno....224
3.15.7. El cloro....224
3.15.8. El níquel....225
3.16. Transporte iónico en la planta....225
3.17. El cambio climático y sus efectos en la nutrición mineral....229
3.18. Lecturas recomendadas....332
3.19. Bibliografía....232
3.20. Actividades....238
3.21. Resumen....238
3.22. Glosario....240
3.23. Solucionario....240
Índice de tablas y figuras....241

Introducción

Esta obra presenta conocimientos básicos y actualizados sobre el funcionamiento de las plantas en interacción con los factores del medio ambiente en el que germinan, crecen, se desarrollan, se reproducen y finalmente mueren.

En el reino vegetal, miles de especies son objeto de la producción agrícola en los campos de la floricultura, la horticultura, la fruticultura, la silvicultura, la post-cosecha, la producción de pastos, plantas medicinales y ornamentales. Estas plantas se cultivan en una gran diversidad de suelos y condiciones climáticas; en ellas se emplean multitud de tecnologías, para cuya puesta a punto se ha requerido la investigación científica en los aspectos fisiológicos de la germinación, la fotosíntesis, la respiración, la absorción y el transporte del agua, la transpiración, la absorción, el transporte y el metabolismo de los nutrientes minerales, el crecimiento y el desarrollo, la maduración de los frutos, y la fisiología ambiental o del estrés. Todo lo anterior permite afirmar que se asume un reto inmenso al escribir un libro sobre Fisiología Vegetal, por tratarse de una ciencia que ha acumulado un inmenso caudal de conocimiento en sus más de tres siglos de existencia como disciplina científica.

Este libro está dedicado a la Fisiología de las plantas superiores y predomina el enfoque agronómico y ambiental, resultante de nuestra propia profesión agronómica y nuestra experiencia en la docencia y la investigación. El enfoque agronómico del texto se debe a que está dirigido principalmente a los estudiantes de las carreras universitarias de ese perfil (Ingeniería Agronómica, Ingeniería Agrícola y otras afines). Sin embargo, el nivel de información básica y actualizada que proporciona la obra es pertinente para que también sea de utilidad en los programas de cuarto nivel y otros cursos cortos de Fisiología Vegetal, y pueda servir como texto de consulta para los profesionales agrícolas que se desempeñan en la producción y la investigación.

Este primer volumen incluye temas que guardan gran afinidad -aunque es sabido que todos los contenidos de la Fisiología Vegetal tienen estrechos vínculos-; así, este tomo está dedicado a la Introducción a la Fisiología Vegetal, la Fisiología de las Relaciones Hídricas y la Fisiología de la Nutrición Mineral en las plantas superiores, y el eje que une a estos temas son los procesos de la absorción, el transporte y las funciones de la alimentación hídrica y mineral de las plantas.

En la escritura de la obra se ha dedicado esmero especial y atención a los aspectos pedagógicos y didácticos. Así, para cada capítulo fue cuidada la estructura lógica-pedagógica y científica del contenido, tanto como su vinculación con la práctica de la producción vegetal, con los resultados de la investigación y el enfoque ambiental que contribuya a la formación de educación ecológica en tiempos en que se incrementa el efecto del cambio climático. Como evidencias que apoyan los contenidos expuestos se presentan figuras y cuadros que ilustran los procesos, y tablas con resultados experimentales en esta área del conocimiento. Al cierre de cada capítulo aparece un resumen que generaliza los aspectos esenciales del tema, así como ejercicios para la autoevaluación y sus respuestas, que servirán al estudiante para consolidar el aprendizaje. Se incluyen también lecturas recomendadas de libros clásicos sobre Fisiología Vegetal, y la amplia bibliografía consultada para la escritura de esta obra.

Queremos finalmente agradecer a todos los que colaboraron de alguna forma en que este libro viera la luz, bien como revisores o como coautores de artículos científicos utilizados en la redacción, y especialmente a la Universidad Técnica de Manabí y la Universidad Técnica del Norte, Ecuador, que hicieron posible su impresión. Es nuestro empeño que esta obra sirva para continuar exponiendo los complejos conocimientos en que se asienta esta fascinante disciplina científica del campo de la biología, que cada día demuestra que constituye un núcleo teórico esencial en la producción vegetal sostenible. Si eso se logra, nos sentiremos satisfechos.

Los autores

CAPÍTULO 1

Introducción a la Fisiología Vegetal

Este capítulo, titulado Introducción a la Fisiología Vegetal, tiene por objetivo general explicar el concepto de esta ciencia desde el enfoque histórico analizando su origen y evolución hasta nuestros días. El tema sitúa el lugar de la Fisiología Vegetal en las profesiones de las ciencias agronómicas (Ingeniería Agronómica, Ingeniería Agrícola, Ingeniería Forestal y otras) y lo resalta al exponer su importancia en la producción vegetal sostenible analizando cómo las buenas prácticas agronómicas del manejo de los cultivos tienen su sustento teórico en los conocimientos del funcionamiento de la planta. Se aborda igualmente la relación de la Fisiología Vegetal con las ciencias químicas, físicas y las propias de las ciencias agronómicas. En el cierre del tema se resumen, a la luz de los resultados de las investigaciones de los últimos años, las respuestas fisiológicas de las plantas y de los ecosistemas agrícolas al cambio climático, en particular al incremento de la concentración de CO_2, la sequía y la temperatura.

En resumen el tema analiza como contenidos esenciales:

- El significado de las plantas para la vida en la tierra
- El concepto de fisiología vegetal
- El desarrollo de la fisiología vegetal como ciencia
- La importancia de la fisiología vegetal para la producción vegetal
- La relación de la fisiología vegetal con otras ciencias
- La fisiología vegetal y las ciencias básicas
- La fisiología vegetal y las ciencias biológicas
- Los aspectos básicos de las respuestas fisiológicas al cambio climático.

1.1. Significado de las plantas para la vida en la Tierra

En la vida diaria las plantas o partes de ellas siempre han estado presentes, y desde la era primitiva el hombre se ha relacionado de manera muy estrecha con las plantas por razones de su alimentación, la de los animales y también para fabricar sus instrumentos de trabajo.

Es común que las personas establezcan relaciones con los vegetales ya sea en los jardines de las casas, en los parques de las ciudades o en el decorado interior de los apartamentos con plantas en macetas. No son pocas las personas que gustan de las flores. Todos sienten predilección por una fruta en específico. A muchos les gusta vestir prendas confeccionadas con algodón por lo frescas que resultan y lo cómodas que son para el cuerpo. Productos vegetales diferentes (frutas, vegetales de hojas, granos, raíces y tallos carnosos) constituyen generalmente parte de la dieta diaria. Estas son unas pocas realidades que evidencian que el hombre necesita de las plantas para vivir y que desde siempre las ha utilizado para su beneficio con fines diversos, entre ellos como alimento, vestido, material de construcción, fuente de energía, obtención de productos terapéuticos y medicinales, ornamento y para la alimentación de los animales desde tiempos muy remotos.

Sin embargo, tal como afirman Azcón-Bieto y Talón, las plantas no pueden ser consideradas simplemente como piezas decorativas de un jardín o de un paisaje, sino que deben ser valoradas por su contribución única al desarrollo de la vida en la Tierra, y por tanto con una repercusión directa en la existencia de la humanidad, porque constituyen el soporte principal sobre el que se asienta la cadena trófica de los ambientes continentales y probablemente, marinos (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

Otra trascendental importancia de las plantas es la contribución que hacen a la vida sobre la Tierra al aportar oxígeno, esencial a todos los organismos, y al disminuir los niveles de dióxido de carbono mediante el proceso de la fotosíntesis. De tal forma, como resultado del proceso fotosintético el contenido de CO_2 y O_2 en la atmósfera es bastante estable, a pesar de que cada año se emiten miles de millones de toneladas de CO_2 procedentes de la combustión y la respiración de las plantas y los animales (Rubin, 1984).

En los últimos 150 años ha aumentado la cantidad de CO_2 en la atmósfera, en gran medida como resultado del cambio de uso del suelo y las emisiones antropógenicas de la quema de combustibles fósiles; según las últimas predicciones, se estima que la concentración de CO_2 atmosférico llegará a 700 μmol mol^{-1} (Loreto y Centritto, 2008).

Así, en la década del setenta en el siglo pasado el aire contenía un estimado de 700 billones de TM^3 de CO_2 y de ellas las plantas fijaban sintéticamente 70 billones de TM^3, es decir, aproximadamente el 10 %. Esto equivalía a una producción anual de 170 billones de toneladas de materia seca con fórmula empírica $(CH_2O)_n$, según Salisbury y Ross (1994). De esta producción fotosintética las áreas cultivadas (datos de Whitaker, 1975, citados por Salisbury y Ross, 1994), que en ese entonces ocupaban un área de 14.10^6 km^2, tenían una producción neta primaria por unidad de área de 100 a 3 500 $gm^{-2}.año^{-1}$ (media de 650 $gm^{-2}.año^{-1}$), lo que significaba una producción primaria neta mundial de 9,1x 10^9 T de biomasa. Los estudios más recientes demuestran que aproximadamente el 40 % de la masa seca vegetal consiste en carbono fijado en la fotosíntesis (Yepes y Silveira, 2011) y que las plantas terrestres retiran cerca de 2 GT^{-2} billones de toneladas de carbono- por año de la atmósfera (Philips et al., 2008). Otro dato interesante que ilustra la importancia de la fotosíntesis en la Tierra es que las plantas,

simultáneamente con la asimilación del carbono, desprenden a la atmósfera cerca de 5.10^{11} toneladas de oxígeno libre (Rubin, 1984).

En resumen, la existencia de las plantas tiene una repercusión muy directa en la vida en la Tierra, al aportar una parte importante de los constituyentes esenciales de nuestra dieta, que proporcionan energía, fibra, vitaminas y minerales. Producen oxígeno que emplean los animales en la respiración y reciclan anualmente por la absorción del CO_2 cerca del 0,1 % del carbono total disponible en la biosfera. Según Bidwell (1993) las plantas son los principales agentes que purifican el cada vez más contaminado planeta, en el aire, sobre la tierra y en el agua; y como las plantas también sufren a causa de la contaminación, enfatiza que los programas de renovación urbana, de planeamiento citadino y del ambiente total han de incluir plantas. Estas son esenciales para la cobertura y protección del suelo, la provisión de agua, alimento y belleza, así como para la regeneración de la atmósfera y porque ejercen un tremendo impacto sobre el estado del tiempo y los sistemas meteorológicos, cambiando temperaturas, evaporando el agua y produciendo grandes cantidades de diversos productos químicos volátiles (Bidwell, 1993).

1.2. Concepto de Fisiología Vegetal

En la extensa y rica información sobre esta ciencia con más de tres siglos de existencia hay múltiples definiciones. No obstante, pudiera generalizarse que la Fisiología Vegetal es una de las ramas o ciencias que conforman a la Biología Vegetal, que tiene por objeto el funcionamiento de las plantas en interacción con los factores del ambiente en que aquellas germinan, crecen, desarrollan, maduran, se reproducen y mueren. Es decir, es la ciencia que tiene por objetivo estudiar los procesos que tienen lugar en las plantas, analizar cómo funcionan y explicar los fundamentos físicos y químicos de dicho funcionamiento en los niveles estructurales de molécula, célula, tejido, órgano, así como en la planta entera y la comunidad vegetal. De esta manera, la Fisiología Vegetal explica los principios y mecanismos de crecimiento y desarrollo de las plantas y sus respuestas a los factores ambientales (físicos, químicos y biológicos).

A la pregunta de qué es la Fisiología Vegetal, Revilla y Zarra (2001) responden que es la ciencia que:

- Estudia cómo funcionan las plantas, esto es, qué ocurre en las plantas que las mantiene vivas
- Explica a través de leyes físicas y químicas cómo las plantas son capaces de utilizar la energía de la luz para, a partir de sustancias inorgánicas, sintetizar moléculas orgánicas con las que construir las complejas estructuras que forman el cuerpo vegetal
- Revela cómo las plantas siguen un programa endógeno y son capaces de reproducirse y adaptar dicho programa al ambiente particular en cada momento
- Demuestra cómo se integran los procesos físicos y químicos que tienen lugar en cada punto concreto de la planta y en cada momento de su programa de desarrollo en el espacio y el tiempo, y su modulación por el medio para llevar a buen término el desarrollo del organismo planta.

En el prefacio a la primera reimpresión de la obra "Fisiología y Bioquímica Vegetal", coordinada por Azcón-Bieto y Talón (2008), estos autores escribieron: *"solamente en las últimas décadas estamos llegando a apreciar la lógica de las estructuras vegetales y la genialidad de su organización y funcionamiento. La interdependencia de estas estructuras, su funcionamiento metabólico y su regulación es lo que permite el crecimiento y desarrollo de las plantas"; y concluyen: "este conocimiento constituye el objeto de la Fisiología Vegetal"*.

Cuando se analizan los procesos de las plantas, objetos de la atención en los campos de la Agricultura, Floricultura, Horticultura, Fruticultura, Silvicultura, Fisiología de la Post-cosecha, Producción de Pastos, Producción de Plantas Medicinales, Producción de Plantas Ornamentales, se observa la importancia de la Fisiología de las plantas superiores de interés e importancia agrícola, o como la han llamado importantes hombres de ciencia del siglo pasado: Agrofisiología (Maximov, 1952), Fitofisiología (Kursanov, 1963) o simplemente Fisiología de las Plantas Cultivadas. Así el ruso Nikolai Maximov, en la introducción a la primera versión de su obra "Texto de Fisiología Vegetal", definió que *"... la Fisiología Vegetal es la ciencia que trata de los fenómenos vitales de las plantas y su objeto es familiarizarnos con la vida de éstas y con los procesos que ocurren en su seno, de modo que se pueda alterar su marcha conforme a nuestros deseos, dirigir su vida y obtener de ellas la mayor cantidad posible de productos necesarios a la humanidad"*. Unos años después este mismo científico en el prólogo a la quinta edición completamente revisada de su obra para los estudiantes de Colegios y Universidades Agrícolas, así como para los Agrónomos, escribió: *"El principal propósito que persigue la Fisiología Vegetal es dirigir el crecimiento y desarrollo de la planta, con el objeto de satisfacer las exigencias humanas en lo que se refiere a materias primas y de proveer los forrajes necesarios a la ganadería"*. Ya en la década del sesenta del siglo pasado Andrei Kursanov, también eminente científico ruso, escribió: *"El principal problema de la Fisiología*

Vegetal consiste en descubrir las leyes que rigen la alimentación, el crecimiento y el desarrollo de las plantas con el objeto de explicar los métodos y las técnicas para la obtención regular de unos elevados rendimientos".

A la luz de la actualidad en la agricultura, y al enfoque ambiental de esta obra, es pertinente agregar a las definiciones de Maximov y Kursanov que el objeto de la Fisiología Vegetal es aportar los conocimientos para dirigir el crecimiento y desarrollo de las plantas, en interacción con los factores ambientales, con el propósito de obtener regulares, elevados y sostenibles rendimientos agrícolas.

1.3. Desarrollo de la Fisiología Vegetal como ciencia

Hace cientos de años, el hombre comenzó a domesticar a las plantas para la obtención de alimentos. Sin embargo, el inicio del desarrollo de la Fisiología Vegetal como disciplina se remonta a los siglos XVI y XVII y puede ser identificado con el interés por entender cómo las plantas se alimentaban. Los estudios sobre nutrición mineral se iniciaron en 1629 por parte del científico holandés Jan Baptiste Van Helmont, quien mediante experimentos en macetas planteó el criterio de que la planta se dedicaba a elaborar fundamentalmente las sustancias absorbidas desde el suelo. Es enorme el caudal de conocimientos acumulados durante estos tres siglos y medio sobre la fisiología de la nutrición mineral en aspectos como los elementos minerales requeridos, la absorción y el transporte mineral, las funciones de los iones inorgánicos, el metabolismo mineral, los aspectos ecológicos de la nutrición, el papel de la raíz en la absorción, la fertilización mineral y los rendimientos agrícolas.

En particular a fines del siglo XVII se puede citar al alemán Albrecht Thaer con la teoría del humus, la que planteaba que las plantas absorbían del suelo sólo sustancias orgánicas y agua y con ellas elaboraban sus alimentos; no obstante sus partes inconsistentes en la actualidad, en aquel entonces dejó sentado el precedente de los favorables efectos del abonado orgánico a los suelos y el desarrollo de la planta. En 1840 el notable químico alemán Justus Von Liebig elaboró la teoría mineral de la nutrición de las plantas; entre sus aspectos positivos se destaca que demostró que las plantas absorbían del suelo los elementos minerales y que éstos debían ser restituidos, creando las bases de la fertilización mineral y sus efectos benéficos sobre el crecimiento de la planta y los rendimientos agrícolas. Así esta teoría, que tuvo aspectos negativos disímiles, contribuyó notablemente al avance de la agricultura en el mundo y fundamentó la necesidad de la fertilización mineral.
También asociándola a la alimentación de las plantas, en 1727, el fisiólogo inglés Stephen Hales reconoce la importancia del aire y la luz en la vida vegetal al escribir: *"Con mucha probabilidad, las plantas obtienen alguna parte de su alimento a partir del aire, a través de las hojas..... Quizás la luz, también entrando libremente por la superficie de las hojas y las flores, contribuye mucho a ennoblecer los principios de los vegetales"*. Posteriormente, entre 1781y 1787, el también británico Joseph Priestley comprendió el intercambio gaseoso que acompaña a la fotosíntesis al descubrir el poder de las plantas para purificar el aire viciado por las combustiones y los animales y poco después, en 1789, Jan Ingenhousz, científico británico de origen holandés, descubrió que las plantas sólo purificaban el aire en presencia de la luz, reconociendo la participación de esta en los procesos fotosintéticos.

En Suiza, entre 1782 y 1788 Jean Senebier ratificó la importancia del aire en la vida de las plantas y estableció que la producción de oxígeno por las plantas depende de la presencia de anhídrido carbónico. Sin embargo, no fue hasta 1804 que se reconoció la participación del dióxido de carbono (CO_2) en la fotosíntesis, mediante los experimentos cuantitativos realizados por el también suizo Theodore De Saussure, que le permitieron concluir que el agua y el CO_2 participaban conjuntamente en la síntesis de materia orgánica realizada por las plantas verdes expuestas a la luz. Así, ya en 1804 se conoce la participación del agua, el CO_2 y la luz en la formación de sustancias orgánicas de las plantas verdes. Aunque antes de 1850 se sabía acerca de la formación de sustancia orgánica en general en la fotosíntesis, no es hasta 1862 que en Alemania Julius Von Sachs describe al almidón como un producto directo de la fotosíntesis, lo cual ratificó también en Alemania Wilhelm Pfeffer al demostrar en 1873 que la formación del almidón solo tiene lugar en hojas iluminadas si en la atmósfera existe CO_2.

El papel de los pigmentos verdes en la vida de las plantas se descubrió en 1817 por los franceses Pierre Pelletier y Joseph Caventou, que llamaron clorofila al pigmento que da el color verde a las hojas; su función fue establecida también en Francia por Henri Dutrochet, quien demostró en 1837 que sólo las células vegetales con pigmentos verdes eran capaces de absorber CO_2. Theodor Engelmann en 1883 demostró en Alemania que los cloroplastos son los centros desde donde se desprende el oxígeno. En 1903, el ruso Kliment Timiriazev estableció que el cloroplasto es el centro de la fotosíntesis y que en él se encuentran los pigmentos, situados en pequeñas formaciones redondas a las que denominó grana.

En el siglo XX, con el desarrollo de la instrumentación, la Fisiología Vegetal logró importantes descubrimientos, entre ellos: el descubrimiento de los ciclos de fijación del CO_2 (el ciclo C_3 por Melvin Calvin y el ciclo C_4 por Marshall Hatch, Charles Slack y Peter Korstchak); los trabajos de Hans Krebs que dieron lugar al esclarecimiento del ciclo que lleva su nombre; los hallazgos

de varios investigadores sobre el funcionamiento de la cadena transportadora de electrones; la identificación de las fitohormonas y sus funciones en las plantas (Kenneth Thimann, Frits Went, Folke Skoog, Carlos Miller, Eiichi Kurosawa, Federick Addicott). En los años más recientes el estudio de la Fisiología Vegetal se ha enriquecido con el empleo de las técnicas de Ingeniería Genética y Biología Molecular.

1.4. Importancia de la Fisiología Vegetal para la producción vegetal

A la interrogante de *¿qué importancia ha tenido, tiene y tendrá la Fisiología Vegetal para la Agronomía?* puede responderse que los descubrimientos de la Fisiología Vegetal, desde sus inicios hasta hoy han encontrado aplicaciones en los objetos y campos de la Agricultura, Floricultura, Horticultura, Fruticultura, Silvicultura, Fisiología de la Post-cosecha, Producción de Pastos, Producción de Plantas Medicinales, Producción de Plantas Ornamentales. Sin exageración, puede afirmarse que si no todas, la mayoría de las prácticas de cultivos de plantas, tienen un fundamento fisiológico. Así, la preparación de los suelos para recibir las semillas o los propágulos, la eliminación de las plantas arvenses de los campos a cultivar o cultivados, el número de semillas o propágulos por unidad de área a sembrar o plantar (densidad de siembra o plantación), la profundidad de siembra o plantación, la cantidad de agua y el momento de aplicarla mediante el riego, la aplicación de técnicas de drenaje, la cantidad y tipo de elementos minerales y su momento de aplicación (fertilización), el raleo en los semilleros, la poda en plantaciones establecidas, el momento de cosecha de los frutos, la conservación de frutas y vegetales, entre otras muchas prácticas fitotécnicas que resultan cotidianas en la agricultura, descansan sobre sólidos conocimientos que ha aportado la ciencia de la Fisiología Vegetal.

Lo anterior queda evidenciado, refrendado en las sentencias científicas postuladas por prominentes fisiólogos en diferentes momentos de la historia de esta ciencia:

º En 1918 Kliment Timiriazev definió a la La Fisiología Vegetal como la base teórica de la Agronomía.

º En 1952 Nikolai Maximov afirmó que la Fisiología Vegetal tiene como principal propósito manejar el crecimiento y el desarrollo de la planta, para lograr la obtención de materias primas para los seres humanos y alimento para el ganado.

º En el principio de la década del sesenta del siglo pasado, Andrei Kursanov postuló que el principal problema de la Fisiología Vegetal consiste en descubrir las leyes que rigen la alimentación, el crecimiento y el desarrollo de las plantas con el objeto de explicar los métodos y las técnicas para la obtención regular de unos elevados rendimientos.

º En 1980 Sivori, Montaldi y Caso apuntaron: “La Fisiología Vegetal comprende conocimientos considerados teóricos y conocimientos de aplicación inmediata, y como tal ha sido llamada la agricultura teórica, ya que constituye la base de la actividad agronómica”.

º En 1993 R. G. S. Bidwell escribió: “Los conceptos fisiológicos, y por tanto los fisiólogos, están llamados a resolver problemas de botánica económica y agricultura”.

Cuando se realiza la preparación de los suelos se están creando condiciones favorables de estructura y aireación para la actividad biológica de los microorganismos y las plantas que crecerán en ese suelo. Las raíces de las plantas necesitan que el suelo tenga una buena estructura y composición gaseosa (O_2 y CO_2). Una mala estructura opone resistencia significativa al crecimiento de la raíz y la planta tiene que gastar más fotoasimilatos en la actividad de crecimiento de este órgano especializado en alimentación hídrica y mineral de la planta. Por otra parte, un suelo deficiente en O_2 puede generar anoxia o hipoxia, dificultándose la absorción de este gas por el sistema radical; el O_2 es imprescindible para la realización de la actividad respiratoria y producir los ATP y $NADPH_2$ vitales para cubrir las necesidades energéticas de los procesos de absorción, asimilación y transporte de los nutrientes minerales esenciales, así como para la absorción hídrica y para el mantenimiento celular del sistema raigal. Si la concentración de CO_2 supera los niveles críticos se convierte en una sustancia tóxica que entorpece la permeabilidad celular afectando las funciones fisiológicas del sistema radical de la planta. Los fundamentos fisiológicos esenciales anteriores también sustentan la necesidad de romper los pisos de arados que se forman en los suelos por abuso de la maquinaria o la realización de prácticas de drenaje cuando se producen encharcamientos por exceso de precipitaciones o mal manejo del riego.

Los conocimientos de la Fisiología sobre la fotosíntesis, las relaciones hídricas, la nutrición mineral, el crecimiento y el desarrollo, explican cuál debe ser la cantidad de plantas a cultivar por unidad de área de suelo. Si es muy alto el índice de área foliar (área foliar en m^2 /m^2 de área de suelo) se corre el riesgo de que los recursos agua, nutrientes, luz, O_2 en el suelo y hasta de CO_2 y de temperatura resulten insuficientes para los requerimientos de las plantas; en cambio, si el índice de área foliar es muy bajo posiblemente habrá mayor cantidad de recursos que los exigidos por la fisiología de cada planta y se estará desaprovechando la oportunidad de obtener mayor cantidad de biomasa, con lo que el rendimiento agrícola será menor. Cuando existe

un alto número de plantas por área, en dependencia de la morfología del vegetal cultivado, se limita la cantidad de radiación que llega a las hojas y ello afecta el nivel de fotosíntesis a realizar por cada planta; si esta situación se presentara en condiciones de una agricultura de secano y además sin posibilidades de aplicar nutrientes, la realidad sería aún más grave y se obtendrían plantas raquíticas y rendimientos de supervivencia de la especie, por cuanto las plantas tendrían recursos hídricos y nutrientes minerales en cantidades mínimas para cubrir sus requerimientos fisiológicos.

De manera general la práctica del riego se ha sustentado desde siempre, al menos en la mayoría de los países de menor desarrollo científico y tecnológico, sobre la base de la humedad en el suelo (porcentaje de la capacidad de campo, tensión de humedad, potencial hídrico, etc.). Sin embargo, los requerimientos hídricos de las plantas están dados no sólo por el consumo de agua por transpiración, sino por el nivel crítico del estado del agua o contenido hídrico en los tejidos (especialmente en el foliar, que constituye la fábrica de fotoasimilatos) que es variable entre las plantas (depende de la especie, la variedad, y la fase de crecimiento y desarrollo del vegetal). Agréguese que el agua es un recurso natural que cada día se hace más finito. Si bien hay conocimiento abundante sobre el agua y su incidencia en la actividad metabólica y fisiológica de las plantas, hasta nuestros días es universal la práctica de riego en función de la humedad del suelo y las variables climáticas (estudios de evapotranspiración) y no en función de los verdaderos requerimientos del organismo. En resumen, en estos casos la Fisiología Vegetal es, en gran medida, el estudio de las relaciones hídricas (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2001), idea que magnifica el papel de la Fisiología para las prácticas agrícolas.

La fisiología de la nutrición mineral de las plantas ha aportado criterios científicos irrefutables basados en la esencialidad metabólica de los diferentes elementos, las formas en que son absorbidos, los roles metabólicos y fisiológicos de los elementos esenciales y las cantidades requeridas en el ciclo de crecimiento y desarrollo de las plantas, lo cual ha servido de sustento a la práctica de la fertilización mineral de los cultivos. Anótese, no obstante, que el uso indiscriminado de los fertilizantes en la agricultura, si bien ha contribuido a la elevación de los rendimientos en las cosechas (de hecho para la mayoría de los cultivos los rendimientos crecen linealmente con la cantidad de elementos minerales que absorben, según Loomis y Connor, 1992). Por otra parte los fertilizantes han estado contaminando las aguas subterráneas, incrementando sus niveles de fijación a los suelos y contribuyendo a la polución atmosférica (Taíz y Zeiger, 2006). A manera de ejemplo, en la década de 1980 a 1990 la producción mundial de fertilizantes de N, P y K aumentó de $112x10^6$ a $143x10^6$ toneladas (Lauriente, 1995) y sin embargo, los cultivos utilizaron menos de la mitad de los fertilizantes producidos y aplicados (Loomis y Connor, 1992). Si se pensó en la década del 80 del siglo pasado que estaban resueltas las bases teóricas de la fertilización mineral, hoy se sabe sin lugar a dudas que las investigaciones actuales en el campo de la Ecofisiología Vegetal sobre nutrición mineral son esenciales para la agricultura moderna y la conservación del ambiente. Frente al paradigma inequívoco de que la fertilización mineral incrementa notablemente los rendimientos de las plantas cultivadas, pero lesiona seriamente el ambiente (agua, suelo, atmósfera) y la real necesidad creciente de alimentos para la humanidad, este dilema (resolver la demanda alimenticia sin agredir al entorno) constituye un desafío apremiante a solucionar por los hombres de ciencia, y en ello las investigaciones fisiológicas sobre la nutrición mineral jugarán un rol protagónico.

Finalmente se presentan algunos ejemplos de la práctica agrícola que tienen su explicación en el conocimiento de la Fisiología del Crecimiento y Desarrollo de las plantas cultivadas.

¿Por qué no fertilizar las plantaciones de caña de azúcar en estadios cercanos a la maduración del tallo-acumulación de azúcares? Porque la planta al disponer en ese estadio de los elementos minerales esenciales los absorbe con facilidad y actúan como efectores y estimuladores del crecimiento, con lo que las reservas de carbohidratos (azúcares) acumuladas en los tallos serían movilizadas como sustratos respiratorios en detrimento del rendimiento agrícola (biomasa de los tallos).

¿Por qué es aconsejable la supresión del riego en plantaciones de caña de azúcar en estadio cercano a la maduración? Porque la carencia de agua en ese momento estimula la acumulación de fotoasimilatos, mientras el agua estimula el crecimiento del tallo en grosor y altura, lo cual es bastante generalizado en la mayoría de las plantas cultivadas por el hombre en etapas avanzadas de formación y maduración de los frutos agrícolas y botánicos.

¿Cómo conservar por un período mayor de tiempo los frutos y vegetales después de ser cosechados? Ello es posible sobre la base de los conocimientos que aporta la fisiología, que permite controlar la respiración y la transpiración, prolongando el inicio de la senescencia en los tejidos a través del manejo de factores como la temperatura, el dióxido de carbono y el oxígeno que permiten disminuir las intensidades de los procesos metabólicos y fisiológicos y alargar la vida de los tejidos de los órganos vegetales comestibles.

1.5. Relación de la Fisiología Vegetal con otras ciencias

La Fisiología Vegetal tiene estrechas relaciones con múltiples ciencias e incluso en varias de ellas resulta muy difícil establecer fronteras entre una y otra. Entre las que destacan, se encuentran en primer lugar el grupo de ciencias exactas o básicas, que incluye las Ciencias Físicas y las Ciencias Químicas (Química Inorgánica General, Química Orgánica, Bioquímica) y la Matemática. En segundo puesto las ciencias biológicas, distinguiendo entre ellas: Botánica General y Sistemática, Citología, Histología, Morfología, Organografía, Biología Molecular, Genética. En un tercer grupo de ciencias aplicadas se hallan, en el campo de la Agronomía, la Fitotecnia, el Riego, la Fitopatología, la Entomología y las Ciencias del Suelo, entre otras.

1.5.1. La Fisiología Vegetal y las Ciencias Básicas

La explicación y comprensión de cualquier proceso fisiológico descansa en principios, leyes y teorías de la Física, la Química y la Matemática. Para comprender y explicar cómo funciona un ser vivo como la planta resultan imprescindibles los conocimientos de estas ciencias y para conocer a profundidad el metabolismo y fisiologismo vegetal se requiere sólido y amplio dominio de las ciencias exactas. Aunque en cada tema de los diferentes que se estudian como objeto y contenido de la Fisiología Vegetal se hará evidente la estrecha relación señalada, un ejemplo de esta relación lo aportan la absorción, el movimiento y la pérdida hídrica como procesos fisiológicos que tienen lugar a través de la vida de toda planta. El movimiento del agua en el sistema continuo suelo-planta-atmósfera tiene su explicación en los conocimientos de los fenómenos físicos y químicos de la cohesión, la tensión superficial, la evaporación, los movimientos de líquidos, la resistencia, las propiedades químicas del agua, la energía cinética, la energía libre de los sistemas y otros.

¿Qué decir de la Química General, la Química Orgánica y la Bioquímica en relación con la Fisiología Vegetal? La materia viva está compuesta por átomos y moléculas orgánicas y la planta continuamente está sintetizando (anabolismo) y degradando (catabolismo) moléculas; entonces es muy visible la necesidad de la formación y conocimiento en ciencias químicas de la persona que se disponga a estudiar Fisiología Vegetal. Al respecto, Azcón-Bieto y Talón (2008) señalan que la Fisiología y Bioquímica Vegetal constituyen una unidad que ocupa una posición central en el contexto de la Biología Vegetal, desde donde se proyecta a las otras ciencias biológicas: Morfología, Genética, Ecología, Biología Molecular, Botánica Descriptiva y Aplicada, contribuyendo decisivamente a su conocimiento. En las disciplinas de la Fisiología y Bioquímica Vegetal, la unidad es muy estrecha y resulta muy difícil establecer la frontera que les separa.

1.5.2. La Fisiología Vegetal y las Ciencias Biológicas

En el campo de las Ciencias Biológicas, en primer lugar destaca la Botánica General (Citología, Morfología, Histología, Organografía y otras ramas botánicas); es evidente que el desarrollo de la Botánica ha sido de gran utilidad en el avance de la Fisiología y para comprenderla, estudiarla y explicarla. La célula es la unidad funcional de la materia viva y sus asociaciones forman los organismos pluricelulares como la planta, que está estructurada por células de diversas formas, en tejidos especializados, y ello hace evidente la necesidad de los conocimientos de la Botánica para comprender cualquier parte del funcionamiento del organismo en interacción con el ambiente en que crece. Se destacan la importancia de la Morfología y la Organografía en su relación con la Fisiología Vegetal; para ello se retoma lo que dicen Azcón-Bieto y Talón (2008) al conceptualizar a la Fisiología, para poner de relieve las relaciones entre estas ciencias: *"Solamente en las últimas décadas estamos llegando a apreciar la lógica de las estructuras vegetales y la genialidad de su organización y funcionamiento. La interdependencia de estas estructuras, su funcionamiento metabólico y su regulación es lo que permite el crecimiento y desarrollo de las plantas y concluyen, este conocimiento constituye el objeto de la Fisiología Vegetal".*

La importancia de las relaciones de la Fisiología con las ciencias biológicas queda claramente expresada en la idea de Bidwell (1993) cuando afirma que el conocimiento, la explotación y el control de las plantas llegarán a ser más y más importantes a medida que el tiempo transcurra. Sólo la cabal comprensión de su fisiología, bioquímica y genética capacitará a los encargados de dirigir con éxito el tremendo programa de biología económica necesario para el confort y aun para la sobrevivencia del hombre. Esta afirmación tiene gran validez en la actualidad, frente al cambio climático que implica trastornos extremos en el orden de la concentración creciente del CO_2, asociados a incrementos de la temperatura, la capacidad de evaporación de la atmósfera, sequías e inundaciones; ello realza los desafíos a asumir por las ciencias biológicas, en investigar los trastornos fisiológicos que generan estas nuevas situaciones creadas por el hombre a las plantas cultivadas y a los ecosistemas naturales.

La Fisiología Vegetal se integra a la Biotecnología Vegetal como ciencia que aporta conocimientos y prácticas inherentes al cultivo *in vitro*, sobre el manejo de las fitohormonas y en general de los reguladores del crecimiento y desarrollo de las plantas.

1.5.3. La Fisiología Vegetal y las Ciencias Agronómicas

También la Fisiología Vegetal tiene una gran afinidad con un grupo de ciencias que constituyen núcleos teóricos esenciales (Ecología Agrícola, Fitotecnia, Riego y Drenaje, Fitopatología y Entomología) y de naturaleza profesional en el campo amplio de la agricultura (Horticultura, Fruticultura, Floricultura, Silvicultura, Producción de Pastos, Producción de Plantas Medicinales y Producción de Plantas Ornamentales).

Para todas ellas, sin lugar a dudas la Fisiología Vegetal aporta conocimientos teóricos muy importantes. Sin embargo, para no extender demasiado este texto se referirán solamente dos ejemplos.

En la formación de los profesionales que se dedican a la Agronomía, la disciplina de Fitotecnia que se ocupa de las técnicas y tecnologías de manejo de las plantas de cultivo constituye el centro de la profesión y para ella la Fisiología Vegetal es uno de los núcleos teóricos de sustentación de las buenas prácticas agronómicas; en el apartado anterior, se explicaron varios ejemplos de esas relaciones entre ambas ciencias.

La Ecología Agrícola para unos -y para otros la Ecofisiología o Fisiología Ambiental- tiene por objeto estudiar las relaciones entre los procesos fisiológicos de la planta individual y de los ecosistemas agrícolas con los factores del ambiente. Esta definición en sí misma revela su estrecha relación con los conceptos que en las páginas anteriores se han precisado para la Fisiología Vegetal, por lo que resulta difícil establecer la frontera entre una y otra ciencia.

1.6. Aspectos básicos de las respuestas fisiológicas al cambio climático

En este tema de Introducción a la Fisiología Vegetal se ha considerado necesario abordar las respuestas fisiológicas ante el cambio climático, al menos en su generalidad, dado que en cada capítulo o tema del libro sobre los procesos fisiológicos también serán analizadas de manera más puntual y profunda.

El cambio climático es una realidad debidamente sustentada, documentada y analizada científicamente por el Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC, 2008). Entre los cambios climáticos que interesa destacar se encuentran el incremento en la concentración de CO_2, el aumento de la temperatura media y la modificación de los patrones de precipitación (que ha generado y acentuado la sequía para algunas regiones), por sus efectos sobre las plantas y en particular para analizar las respuestas fisiológicas ante cada factor y las múltiples interacciones de los factores señalados. De acuerdo con Yepes y Silveira (2011) este escenario adverso se transformó en un conjunto de factores de estrés y las plantas se investigan en estas condiciones, teniendo en cuenta su importancia en la mitigación con su potencial para fijar y secuestrar CO_2. Por su parte Gutiérrez y Picatoste (2012) precisan que la mayor fuente de evidencias de los efectos del cambio climático se obtiene de los cambios observados a medio y largo plazo en la biología y el comportamiento de especies y ecosistemas.

Hay que observar que en la última década del siglo pasado y en los 17 años del siglo actual se ha realizado un gran número de investigaciones sobre las respuestas de las plantas y de los ecosistemas al incremento de la concentración de CO_2, a la sequía y a la temperatura, en las que se ha analizado el efecto individual de estos factores y las interacciones entre ellos.

Énfasis acentuado han recibido las investigaciones relativas a la fotosíntesis frente a las concentraciones elevadas de CO_2 y sus interacciones con la sequía, altas radiaciones y temperatura; ello obedece a que el CO_2 es utilizado por las plantas para hacer fotosíntesis, que es el proceso mediante el cual las plantas producen compuestos orgánicos necesarios para su crecimiento y desarrollo. Aproximadamente el 40 % de la masa seca de las plantas consiste en carbono fijado mediante la fotosíntesis (Yepes y Silveira, 2011) y se estima que los biomas terrestres retiran cerca de 2 GT $^{-2}$ billones de toneladas de carbono- por año de la atmósfera (*Philips* et al., 2008). Una vez que los productos de la fotosíntesis son convertidos en celulosa, se habla de secuestro de carbono (Buckeridge, 2008).

Los estudios de las respuestas de plantas que se desarrollan en altas concentraciones de gas carbónico sugieren que estas condiciones benefician el crecimiento de plantas y la productividad en algunas especies; en general, se observa un aumento en las tasas de asimilación neta de CO_2 y de biomasa (Godoy, 2007; Marabesi, 2007). Es posible correlacionar respuestas a la atmósfera enriquecida con CO_2, a partir del grupo de sucesión al que pertenezcan las plantas,

por lo que especies pioneras o de sucesión secundaria intermediaria presentan mayores tasas de asimilación de CO_2 y mayor producción de almidón, comparadas con especies clímax (Lovelock et al., 1998). Las investigaciones comparadas de plantas con fotosíntesis C_3 y C_4 que crecieron en alta concentración de CO_2 han comprobado un aumento del 45 % de biomasa en especies de herbáceas C_3, 48 % en arbóreas C_3, 23 % en plantas CAM y 12 % en plantas C_4 (Poorter y Navas, 2003). Rangos superiores de aumento de la asimilación han sido pronosticados por Jiménez (2014), al señalar que las tasas fotosintéticas subirían un 25-75 %, en las plantas C_3 (las más comunes en latitudes medias y altas) al duplicarse la concentración de CO_2 y que los datos son menos concluyentes en el caso de las plantas C_4, típicas de lugares cálidos, siendo los intervalos de respuesta desde 0 % hasta un 10-25 % de incremento.

Al estudiar los efectos interactivos entre elevadas concentraciones de CO_2, de periodos de estrés hídrico y aumento de temperatura mediante el análisis multivariado, se ha encontrado que estos factores afectan negativamente procesos de desempeño fisiológico de una forma que no se puede apreciar en análisis simples (Albert *et al., 2011*). La interacción de estos factores depende de las estrategias de crecimiento de las plantas estudiadas y de su capacidad de adaptarse a las condiciones de falta de agua, como es el caso de especies invasoras con tolerancia térmica del fotosistema II (Godoy *et al., 2011*). Las interacciones de las plantas con factores ambientales como la irradiación, la temperatura, la disponibilidad de nutrientes y la relación fuente-sumidero alteran el aumento de las tasas de asimilación observadas en altas presiones parciales de CO_2, siendo estas condiciones un nuevo foco de estudio en el escenario del calentamiento global (Yepes y Silveira, 2011). Sin embargo, las interacciones con otros factores, como la temperatura y la disponibilidad de nutrientes, alteran el aumento de la fotosíntesis (Turnbull et al., 2002; Kruse et al., 2003; Walter et al., 2005). Pero si las plantas recibieran además un aporte de otros nutrientes esenciales (nitrógeno, fósforo y potasio), la elevación de la concentración de CO_2 y de la temperatura podría conducir a una mayor producción de biomasa.

Los niveles de concentración de gas carbónico y de la temperatura de la superficie de la Tierra están definidos por los diferentes escenarios de emisión. En el escenario menos favorable, se prevé una concentración de CO_2 de 790 ppm y un aumento de temperatura de + 4°C para el año 2100 (Solomon et al., 2007). Se estima que la fijación de CO_2 se incrementará en los próximos 60 años debido al aumento en la temperatura y se espera que la fijación de CO_2 se incremente el 1 % por cada grado ^{0}C en regiones donde la temperatura media anual es de 30ºC y el 10 % en regiones donde la temperatura media anual es de 0ºC.

Las investigaciones en el cultivo de la alfalfa demuestran que esta planta se adapta al aumento de dióxido de carbono, temperatura y sequía, demostrando cómo el proceso de fotosíntesis puede verse estimulado o reducido por el CO_2, dependiendo de la fase de crecimiento de la planta. Así, a pesar de que la alfalfa crece más con elevadas concentraciones de dióxido de carbono (CO_2), los efectos de este gas sobre el rebrote de la planta -sobre todo al coincidir con altas temperaturas- pueden verse afectados por otras variables, como la disponibilidad de agua en el suelo, que podría modificar la respuesta al CO_2 (Jiménez, 2014).

Aunque no se sabe a ciencia cierta cuáles son los procesos responsables, en plantas C_4, se ha observado un aumento en la fotosíntesis, y por consiguiente un incremento en la tasa de crecimiento asociado a condiciones de estrés hídrico para maíz (Leakey et al., 2009).

En cebada, Anabel Robredo en su tesis doctoral en 2011 estudió los mecanismos fisiológicos de respuesta al impacto de la sequía y el abundante CO_2 (adaptación al cambio climático). Por la diversidad de indicadores evaluados sobre la fotosíntesis, las relaciones hídricas, el metabolismo del nitrógeno y el crecimiento, así como las interacciones demostradas, se citan algunos resultados para evidenciar los tipos de mecanismos fisiológicos que varían ante las altas concentraciones de CO_2 y la sequía (Robredo, 2011).

1) La elevada [CO_2] en el cultivo de la avena con sequía y riego tuvo efectos significativos sobre las enzimas del metabolismo del nitrógeno y el contenido de proteínas y estimuló la reducción de nitrato y la posterior incorporación del amonio; además el exceso de CO_2 aceleró y mejoró la recuperación del metabolismo del nitrógeno tras la rehidratación. Este hecho proporciona mejores condiciones de crecimiento a las plantas sometidas a incrementos en la [CO_2] permitiendo un mayor desarrollo del cultivo que a las plantas bajo concentración normal de CO_2 ambiental.

2) Bajo sequía, [CO_2] alta y [CO_2] ambiental el descenso de crecimiento total y la reducción de las tasas de crecimiento relativo fueron similares, aunque en sequía la biomasa total, el área de la parte aérea, la RGR (Tasa relativa de crecimiento) total, la NAR (Tasa neta de asimilación) y la LWR (Tasa límite de crecimiento) fueron mayores a elevada [CO_2] que a [CO_2] ambiental, por lo que la primera condición mantiene la tasa de crecimiento neto mayor con mejores tasas fotosintéticas y un mejor estado hídrico general de la planta. La elevada [CO_2] hizo que las plantas en recuperación hídrica presentaran resultados superiores que a [CO_2] ambiental.

3) El efecto del abundante CO_2 fue significativo tanto en riego como en sequía sobre la asimilación de CO_2 (A), conductancia estomática (gs), la transpiración instantánea (E), la concentración interna de CO_2 (Ci), la eficiencia instantánea en el uso del agua (ITE), el rendimiento cuántico, el contenido en pigmentos y el transporte lineal de electrones se vio aumentado, mejorando así la utilización del ATP y NADPH. Por tanto, el elevado [CO_2] induce una menor conductancia estomatal y una menor transpiración contribuyendo a mantener el Ψ (Potencial hídrico) y CHR (Contenido hídrico relativo). De este modo, aumentos en la [CO_2] actual, a pesar de la combinación con otros estreses abióticos como la sequía, pueden mitigar los efectos adversos de esta sobre la fotosíntesis observados en las plantas creciendo a [CO_2] ambiental. Tras la recuperación hídrica también los parámetros fotosintéticos asimilación del CO_2, conductancia estomática, transpiración instantánea, concentración interna de CO_2, así como los pigmentos y la mayoría de parámetros de fluorescencia mostraron valores cercanos al control en riego mostrando que el daño producido por la sequía fue reversible.

Por último, algunas consideraciones del efecto del cambio climático sobre el desarrollo de la planta se refieren a su afectación a las fases ontogénicas. Estas son el objeto de estudio de la fenología, disciplina que estudia los fenómenos biológicos que se presentan periódicamente, acomodados a ritmos estacionales, y que tienen relación con el clima y con el curso anual del tiempo atmosférico en un determinado lugar (Victoria *et al*., 2010). Esta disciplina ha recibido mucha atención durante las últimas décadas debido a que muchos organismos están cambiando sus ciclos de vida en respuesta al cambio climático actual (Menzel et al., 2006; Rosenzweig et al., 2008).

La fenología de las plantas está fuertemente controlada por el clima y en consecuencia se ha convertido en uno de los bioindicadores más fiables del cambio climático actual (Gordo y Sanz, 2005). Son muchos los estudios que apoyan este hecho (Estrella *et al*., 2007; Miller-Rushing *et al*., 2007, 2008; Doi y Katano, 2008). Se ha demostrado que la temperatura es uno de los factores más importantes para la fenología de las plantas.

El calentamiento global está provocando modificaciones en la distribución y la fenología de muchas especies. Ello puede conducir a cambios en la composición y la dinámica de los ecosistemas, y en los bienes y servicios que proporcionan, afectando a los sistemas productivos y de la salud (Gutiérrez y Picatoste, 2012). Desde mediados de la década de 1970 en el Mediterráneo occidental el cambio climático ha modificado la fenología de las plantas de forma general. Algunas especies vegetales han adelantado notablemente su foliación, floración y fructificación y han alargado su fase de crecimiento; en análisis derivado del estudio de 29 especies, 6 eventos fenológicos y más de 200.000 registros se demuestra que los eventos primaverales (foliación, florecimiento) son más sensibles que los otoñales, como la caída de las hojas, mostrando cambios muy grandes en comparación con otros estudios en otras áreas de Europa (Menzel et al., 2006; Gordo y Sanz, 2009). También se ha registrado una tendencia al adelanto en la foliación, la floración y la maduración de los frutos en el sur de España en algunas especies (*Olea europaea, Vitis vinifera*), incluyendo también especies de robles y encina (*Quercus*) y herbáceas (*Poaceas*) (Galán et al., 2005; García-Mozo *et al.*, 2010). Estos eventos primaverales se han adelantado con tasas entre 6,5 y 7 días por grado centígrado, siendo significativamente superiores a los observados en otras áreas de Europa (Gordo y Sanz, 2009).

Otros estudios recogen adelantos en la foliación de promedio superior a 20 días y retrasos en la caída de la hoja de cerca de dos semanas, con un incremento de la duración del periodo foliar promediado en más de un mes. Los adelantos en la floración se han calculado en un promedio de 22 días para el conjunto de especies con modificaciones (unos 10 días considerando la totalidad), y adelantos de la fructificación cercanos a 19 días de promedio (8 días para la totalidad de especies) para el último medio siglo, en diferentes especies. Algunas especies como el manzano (35 días), el fresno (37), el olmo (28) o la higuera (29) anticipan el brote de las hojas en más de un mes; otras especies retrasan la caída de hoja de forma comparable, como el tilo (30 días), el melocotonero (18), el avellano (22) o el almendro (27). El adelanto observado en la floración y la fructificación se aproxima o supera en muchos casos al mes. Los cambios más fuertes sucedieron en los últimos 25 años del registro, y no se encontraron diferencias significativas en el comportamiento de las especies según su origen natural, cultivado o exótico, o según sus calendarios fenológicos originales (Peñuelas et al., 2002).

Los estudios demuestran que las temperaturas medias anuales y mensuales son las variables más adecuadas para evaluar la influencia del clima en la fenología porque se ha constatado que el aumento de la temperatura es el principal factor que afecta al avance en las fenofases de foliación, floración, maduración y fructificación y retrasa la caída de la hoja. Los cambios fenológicos muestran también una fuerte correlación con los cambios de temperatura y especialmente con la temperatura durante los meses anteriores a las fenofases. Hernández (2012) evaluó datos fenológicos de 13 especies de plantas (albaricoquero, algarrobo, almendro, ciruelo, granado, manzano, melocotonero, membrillero, naranjo, olivo, peral, tomillo y vid) y concluye que las variaciones en las fechas de las fenofases más significativas se han obtenido en las especies de plantas donde han predominado los avances en la foliación, la floración y la maduración y los retrasos en la caída de hoja.

1.7. Recomendaciones para la realización de la autoevaluación del aprendizaje

Por ser este el primer capítulo del texto, antes de orientar las actividades para la autoevaluación del aprendizaje se brindan algunas sugerencias para que el estudiante se prepare de forma organizada antes de realizarlas. Estas son válidas para el resto de los capítulos del libro.

Es recomendable que antes de disponerse a contestar las preguntas y ejercicios de autoevaluación el estudiante cumpla las siguientes orientaciones:

1. Lea individualmente y detenidamente todo el contenido del tema, preferiblemente nunca después de 24 horas de haber escuchado las explicaciones de su profesor sobre la Fisiología Vegetal.
2. Al término de una segunda lectura individual de cada subíndice, resuma sus ideas y escríbalas. De ser necesario haga cuadros, figuras, etc.
3. Esfuércese por consultar y leer alguno de los libros de Fisiología Vegetal que aparecen recomendados en los temas. Confirme, amplíe y corrija de ser necesarias las ideas escritas por usted.
4. Haga una sesión con su equipo de estudio o grupo de amigos para intercambiar conocimientos sobre el contenido del tema.
5. Conteste por escrito las preguntas de carácter teórico o el ejercicio práctico y autocalifíquese. Verifique sus repuestas con el resumen escrito que hizo durante su autoestudio.
6. Analice en colectivo, en el grupo de amigos o equipo de estudio, la autoevaluación y verifique el grado de certeza de sus repuestas o resolución de los ejercicios o problemas.

. Lecturas recomendadas

º Azcón-Bieto, J. y Talón, M. Fundamentos de Fisiología Vegetal. 2da Edición. Madrid. MacGraw-Hill Interamericana. 2008. 639 pp.
º Bidwell, R. G. S. Fisiología Vegetal. Segunda reimpresión en español. México DF. A.G.T. Editor S. A. 1993. 784 pp.
º Taíz, L. y Zeiger, E. Fisiología Vegetal. Volumen I y II. Publicacions de la Universitat Jaume I. 2006. 1265 pp.

. Bibliografía

º Albert, K. R., Mikkelsen, T. N., Michelsen, A., Ro-Poulsen, H. y van der Linden, L. Interactive effects of drought, elevated CO2 and warming on photosynthetic capacity and photosystem performance in temperate heath plants. Journal of Plant Physiology (2011). 168, 1550-1561.
º Buckeridge, M. S. 2008. Seqüestro de carbono, cana-de-açúcar e o efeito Cinderela. Disponible: http://www.comciencia.br/comciencia/?section=8&edicao=23&id=258. [2017, abril 30].
º Camacho, M. y Bellefleur, P. Aclimatación morfológica a la luz en seis especies arbóreas de los bosques montanos de Costa Rica. Revista de Biología Tropical (1996). 44, 71-79.
º Colwell, R. K, Brehm, G., Cardelús, C. L., Gilman, A. C. y Longino, J. T. Global warming, elevational range of shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. Science (2008). 322, 258-261.
º Doi, H. Winter flowering phenology of Japanese apricot Prunus mume reflects climate change across Japan. Climate Research (2007). 34, 99-104.
º Doi, H. y Katano, I. Phenological timings of leaf budburst with climate change in Japan. Agricultural and Forest Meteorology (2008). 148, 512-516.
º Estrella, N., Sparks, T. H. y Menzel, A. Trends and temperature response in the phenology of crops in Germany. Global Change Biology (2007). 13, 1737-1747.
º Galán C., García-Mozo, H., Vázquez, L., Ruiz, L., Díaz de la Guardia, C. y Trigo, M. M. Heat requirement for the onset of the Olea europaea L. pollen season in several sites in Andalusia and the effect of the expected future climate change. International Journal of Biometeorology (2005). 49, 184-188.
º García-Mozo, H., Mestre, A. & Galán, C. Phenological trends in southern Spain: A response to climate change. Agricultural and Forest Meteorology (2010). 150, 575-580.
º Gordo, O. y Sanz, J. J. Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. Oecology (2005). 146, 484-495.
º Gordo, O. y Sanz J. J. Long-term temporal changes of plant phenology in the Western Mediterranean. Global Change Biology (2009). 15, 1930-1948.
º Godoy, J. R. L. Ecofisiologia do estabelecimento de leguminosas arbóreas da Mata Atlântica, pertencentes a diferentes grupos funcionais, sob atmosfera enriquecida com CO2: uma abordagem sucessional. Informe presentado al Instituto de Botânica. São Paulo. 2007. 113 pp.

º Godoy, O., de Lemos-Filho, J. P. y Valladares, F. Invasive species can handle leaf temperature under water stress than Mediterranean natives. Environmental and Experimental Botany (2011). 71, 207-214.
º Griffiths, H., Lüttge, U., Stimmel, K. H., Crook, C. E., Griffiths, N. M. y Smith, J. A. C. Comparative ecophysiology of CAM and C3 bromeliad. III. Environmental influences on CO2 assimilation and transpiration. Plant, Cell and Environment (1986). 9, 385-393.
º Gutiérrez, A. y Picatoste J. R. Evidencias del cambio climático y sus efectos en España. Plan Nacional de Adaptación al Cambio Climático. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. 2012. NIPO: 280-12-108-1.
º Hernández, M. D. A. Respuestas al Cambio Climático en la Fenología de plantas y animales desde 1945 hasta 2009 en la Región de Murcia. Tesis de Maestría en Dirección y Gestión de Sistemas de Calidad y Medio Ambiente. Murcia. España. Universidad Católica de San Antonio (2012). 195 pp.
º Hsu, R. C. C., Tamis, W. L. M., Raes, N., de Snoo, G. R., Wolf, J. H. D., Ostermeijer, G. y Lin, S. H. Simulating climate change impacts on forest and associated vascular epiphytes in a subtropical island of East Asia. Diversity and Distributions (2012).18, 334-347.
º IPCC. Intergovernmental Panel of Climate Change. Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. 2008. IPCC, Ginebra.
º Jaramillo, R. V. Cambio climático y Agricultura. Fisiología y efectos en la nutrición de los cultivos. International Plant Nutrition Institute. Disponible: http://nla.ipni.net/ipniweb/region/nla.nsf/0/F942CF6AEB8CA2FC05257BCE005F37B5/$FILE/Cambio%20clim%C3%A1tico%20y%20alimentos.pdf [2014, agosto 22].
º Jiménez, A. Cambio climático: La respuesta de las plantas. En http://mundobiologia.portalmundos.com/cambio-climatico-la-respuesta-de-las-plantas/ [2014, agosto 13].
º Kruse, J., Hetzger, I., Mai, C., Polle, A. y Rennenberg, H. Elevated CO2 affects N metabolism of young poplar plants (Populus tremolo XP. alba) differently at deficient and sufficient N-supply. New Phytologist (2003). 157, 65-81.
º Kursanov, A. L. Metabolism and the transport of organic substances in the phloem. Advances in botanical research (1963). 1, 209-278.
º Lal, R. Soil Carbon Sequestration Impacts on Global Climate Change and Food Security. Science (2004). 304, 5677: 1623-1627.
º Lake, J. A., Quick, W. P., Beerling, D. J. y Woodward, F. I. 2001. Signals from mature to new leaves. Nature (2001). 411, 154-155.
º Lake, J. A., Woodward, F. I. y Quick, W. P. Long distance CO2 signaling in plants. Journal of Experimental Botany (2002). 53, 183-193.

º Lauriente, D. H. (1995). World fertilizers overview. En: Chemical Economics Handbook. California, Stanford Research Institute.
º Leakey, A. D. B., Ainsworth, E. A., Bernacchi, C. J., Rogers, A., Long, S. y Ort., D. R. Elevated CO2 effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. Journal of Experimental Botany (2009). 60, 2859-2876.
º Long, S. P., Ainsworth, E. A., Rogers, A. y Ort., D. R. Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology (2004). 55, 591-628.e
º Loomis, R. S. y Connor, D. J. Crop ecology: productivity and management in agricultural systems. Cambridge. Cambridge University Press. 1992. 538 pp.
º Lovelock, C. E., Winter, K., Mersits, R. y Popp, M. Responses of communities of tropical tree species to elevated CO2 in a forest clearing. Oecologia (1998). 116, 207-218.
º Lu, P. L., Yu, Q., Liu, J. D. y He, Q. T. Effects of changes in spring temperature on flowering dates of woody plants across China. Botanical Studies (2006). 47, 153-161.
º Loreto, F. y Centritto, M. Leaf carbon assimilation in a water-limited world. Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology: Official Journal of the Societa Botanica Italiana (2008). 142 (1), 154-161.
º Marabesi, M. Efeito do alto CO2 no crescimento inicial e nafisiologia da fotossíntese em plântulas Senna alata (L.) Roxb. São Paulo. Instituto de Botânica. 2007. 78 pp.
º Maximov, N. A. Fisiología Vegetal. Buenos Aires, Acme Agency. Soc. Resp. Ltda. 1952. 433 pp.
º Menzel, A., Sparks, T. H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kubler, K., Bissoli, P., Braslavska, O., Briede, A., Chmielewski, F. M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dalh, A., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatczak, K., Mage, F., Mestre, A., Nordli, O., Penuelas, J., Pirinen, P., Remiova, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., VanVliet, A., Wielgolaski, F. E., Zach, S. y Zust, A. European phenological response to climate change matches the warming pattern. Global Change Biology (2006). 12, 1969-1976.
º Miller-Rushing, A. J., Katsuki, T., Primack, R. B., Ishii, Y., Lee, S. D. y Higuchi, H. Impact of global warming on a group of related species and their hybrids: cherry tree (Rosaceae) flowering at Mt. Takao, Japan. American Journal of Botany (2007). 94, 1470-1478.
º Philips, O. L., Malhi, Y., Higuchi, N., Laurance, W. F., Núñez, R. M., Vázquez, D. J. D., Laurance, L. V., Ferreira, S. G., Stern, M., Brown, S. y Grace, J. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. Science (2008). 282, 439-442.
º Peñuelas, J., Filella, I. y Comas, P. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. Global Change Biology (2002). 9, 531-544.
º Poorter, H. y Navas M. L. Plant growth and competition at elevated CO2: winners,

losers and functional groups. New Phytologist (2003). 157, 175–198.

º Revilla, G. y Zarra, I. (2001). La Fisiología Vegetal y su impacto social. La célula vegetal. En: Azcón-Bieto, J. y Talón, M. Fundamentos de Fisiología Vegetal (Capítulo 1; pp. 1-16). 2da Edición. Barcelona, McGraw-Hill.

º Robredo, A. Mecanismos fisiológicos de respuesta de la cebada al impacto de la sequía y el elevado CO2 - Adaptación al cambio climático. Tesis de Doctorado en Ciencias. País Vasco. España. Universidad del País Vasco (2011). 251 pp.

º Rosenzweig, C., Karoly, D., Vicarelli, M., Neofotis, P., Wu, Q., Casassa, G. y Tryjanowski, P. (2008). Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. Nature 453 (7193), 353-357.

º Rubin, B. A. Curso de Fisiología Vegetal. La Habana, Editorial Pueblo y Educación. 1984. 657 pp.

º Salisbury, F. B. y Ross, C. W. Fisiología Vegetal. México, Grupo Editorial Iberoamericana. 1994. 759 pp.

º Sánchez-Díaz, M. y Aguirreolea, J. (2001). Relaciones hídricas. En: Azcón-Bieto, J. y M. Talón (eds). Fisiología y Bioquímica Vegetal (Capítulo 3; pp. 49-90). Valencia, McGraw-Hill.

º Sivori, E., Montaldi, E. y Caso, O. H. Fisiología Vegetal. Buenos Aires, Hemisferio Sur. 1980. 680 pp.

º Silva, H., Martínez, J. P., Baginsky, C. y Pinto, M. Efecto del déficit hídrico en la anatomía foliar de seis cultivares de poroto. Revista Chilena de Historia Natural (1999). 72, 219-235.

º Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K. B., Tignor, M. y Miller, H. L. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (2007). Cambridge University Press, United Kingdom-New York. 996 p.

º Turnbull, M. H., Murthy, R. y Griffin, K. L. The relative impacts of daytime and nighttime warming on photosynthetic capacity in Populus deltoides. Plant Cell and Environment (2002). 25, 1729-1737.

º Victoria, F., Costa, I., Castro, T., Mesa del Castillo, M. L., Belda, F., Garrido, R., Montávez, J. P., Jerez, S., Gómez-Navarro, J. J., García-Valero, J. A., Lorente-Plazas, R., Jiménez-Guerrero, P., Esteve, M. A., Egea Fernández, J. M., Egea Sánchez, J. M., Cabezas, F., Urrea, M., Mérida, A., García, S. G., Giraldo, J. D., Tetay, C., Garrido, A., Soler, A., Sanz, J., Ortega, J. A., Sánchez-Sauco, M. F., Alcaraz, M., Sánchez-Solís, M. y Bellido, J. M.. Iniciativas para una economía baja en carbono. Cambio Climático en la Región de Murcia. Trabajos del Observatorio Regional del Cambio Climático. Conserjería de Agricultura y Agua (2010). ISBN: 978-84-693-8114-4.

º Walter, A., Christ, M., Barron-Gafford, G., Grieve, A., Murthy, R. y Rascher, U. The effect of elevated CO2 on diel leaf growth cycle, leaf carbohydrate content and canopy growth performance of Populus deltoides. Global Change Biology (2005). 11, 1207-1219.

º Würth, M., Winter, K. y Körner, C. H. Leaf carbohydrate responses to CO2 enrichment at the top of a tropical forest. Oecologia (1998). 116, 18-25.

º Yepes, A y Silveira, M. B. Respuestas de las plantas ante los factores ambientales del cambio climático global – revisión. Colombia Forestal (2011). 14 (2), 213-232.

1.10. Resumen

Las plantas no pueden ser consideradas simplemente como piezas decorativas de un jardín o de un paisaje, sino que deben ser valoradas por su contribución única al desarrollo de la vida en la Tierra y con una repercusión directa en la supervivencia del hombre, porque constituyen el soporte principal sobre el que se asienta la cadena trófica de los ambientes continentales y además porque en lo esencial a causa de la fotosíntesis el contenido de CO_2 y O_2 en la atmósfera es bastante estable, a pesar de que a la atmósfera llegan cada año miles de millones de toneladas de CO_2.

La Fisiología Vegetal es una de las ramas o ciencias que conforma a la Biología Vegetal, que tiene por objeto el funcionamiento de las plantas en interacción con los factores del ambiente en que aquellas germinan, crecen, desarrollan, maduran, se reproducen y mueren. Es el núcleo teórico fundamental de la producción vegetal y su objetivo primordial consiste en descubrir las leyes que rigen la alimentación, el crecimiento y el desarrollo de las plantas con el objeto de explicar los métodos y las técnicas para la obtención regular de rendimientos sostenibles.

La Fisiología Vegetal tiene su soporte en las Ciencias Químicas, la Física y la Botánica. Sus relaciones con la Bioquímica y la Ecofisiología son tan estrechas que resulta difícil establecer las fronteras de diferenciación entre ellas. Al mismo tiempo esta ciencia es soporte de otras, en particular de la Fitotecnia, que se ocupa de las técnicas del manejo de las plantas de cultivo en la Agricultura. También la Fisiología Vegetal se integra a la Biotecnología Vegetal aportando los saberes y prácticas inherentes al cultivo in vitro y el manejo de las fitohormonas.

El cambio climático es una realidad debidamente sustentada, documentada y analizada científicamente. Entre los cambios climáticos destacan para interés de la Fisiología Vegetal la elevación de la concentración de CO_2, el incremento de la temperatura media y la sequía por sus efectos sobre las plantas y para analizar las respuestas fisiológicas particulares para cada factor por separado y las interacciones entre ellos. A partir de esta situación se generó un conjunto de factores de estrés y las plantas se investigan en estas condiciones teniendo en cuenta su importancia en la mitigación con su potencial para fijar y secuestrar CO_2. Entre las respuestas de las plantas sobresalen las modificaciones observadas a medio y largo plazo en la biología y el comportamiento de especies y ecosistemas, en particular los adelantos y o atrasos en las fases de foliación, floración, fructificación y maduración de los frutos. Las investigaciones fisiológicas sobre las respuestas de plantas que se desarrollan en altas concentraciones de gas carbónico sugieren que estas condiciones benefician el crecimiento de plantas y la productividad en algunas especies; en general se observa un aumento en las tasas de asimilación neta de CO_2 y de biomasa. Es posible correlacionar respuestas a la atmósfera enriquecida con CO_2 con el grupo de sucesión al que pertenezcan las plantas, por lo que especies pioneras o de sucesión secundaria intermediaria presentan mayores tasas de asimilación de CO_2 y mayor producción de almidón, comparadas con especies clímax. Las investigaciones comparadas sobre fotosíntesis de plantas C_3, CAM y C_4 que crecieron en alta [CO_2] han comprobado que la tasa de fotosíntesis es superior en el orden $C_3 > CAM > C_4$. Al estudiar los efectos interactivos entre elevadas concentraciones de CO_2, periodos de estrés hídrico y aumento de temperatura mediante el análisis multivariado, se ha encontrado que estos factores afectan negativamente procesos de desempeño fisiológico de una forma que no se puede apreciar en análisis simples y que las repuestas son variables entre las especies. Estas condiciones generan un escenario adverso que representa un nuevo foco de estudio actual y futuro para la Fisiología Vegetal.

1.11. Actividades

1. ¿Qué es la Fisiología Vegetal y cuál es su objeto de estudio?
2. Elabore un cuadro ordenando cronológicamente las etapas históricas del desarrollo de la Fisiología Vegetal, en el que aparezcan los principales descubrimientos y sus autores.
3. ¿Cuál es la importancia de la Fisiología Vegetal para la producción agrícola?
4. Explique la relación de la Fisiología Vegetal con otras ciencias.
5. Valore la importancia de las investigaciones actuales en Fisiología Vegetal a la luz de los cambios ambientales que están ocurriendo en el planeta Tierra.

1.12. Glosario

Cambio climático: Variaciones del clima en el planeta Tierra, generadas por la actividad humana. Su causa directa es el llamado “efecto invernadero” (gases que absorben parte de la radiación térmica emitida desde la superficie del planeta y la devuelven a este).

Objeto de estudio: Fenómeno, proceso o conjunto de ellos, de cuya explicación se ocupa una ciencia particular.

Humus: Fracción del suelo resultante de la descomposición de la materia orgánica por la actividad de organismos vivos (como hongos, bacterias y lombrices).

Hipoxia/anoxia: La hipoxia se define como la disminución del nivel de oxígeno y la anoxia como la disminución hasta niveles casi nulos o su ausencia total.

Fotoasimilatos: Sustancias que sintetiza la planta a partir del CO_2 atmosférico y de la energía solar, y que pueden servir como fuente para síntesis de nuevas sustancias o para su consumo directo en procesos del vegetal.

Experimento: Prueba que consiste en provocar un fenómeno en ciertas condiciones controladas, con el objetivo de estudiarlo en detalle.

Solucionario.

1. La Fisiología Vegetal es una de las ciencias del campo de la Biología Vegetal, que tiene por objeto el *funcionamiento de las plantas en interacción con los factores del ambiente en que aquellas germinan, crecen, desarrollan, maduran, se reproducen y mueren.* Estudia los procesos que tienen lugar en las plantas, analiza cómo funcionan y explica los fundamentos físicos y químicos de dicho funcionamiento en los niveles estructurales de molécula, célula, tejido, órgano, así como en la planta entera y la comunidad vegetal. Esta ciencia explica los principios y mecanismos de crecimiento y desarrollo de las plantas y sus respuestas a los factores ambientales (físicos, químicos y biológicos).

2. Un cuadro como el que se solicita debería contener, como mínimo, los siguientes descubrimientos:

Año	Descubrimiento	Autor(es)
1629	Primer estudio científico sobre la absorción de nutrientes del suelo	J. B. V Helmont
Fines del siglo XVII	Formulación de la teoría del humus	A. Thaer
1787	Comprensión del papel de los gases en la fotosíntesis	J. Priestley
1789	Comprensión del papel de la luz en la fotosíntesis	J. Ingenhausz
1804	Descubrimiento del papel del CO_2 en la fotosíntesis	T. de Saussure
1817	Descubrimiento del papel de los pigmentos verdes en la fotosíntesis	P. Pelletier y J. Caventou
1840	Formulación de la teoría mineral de la nutrición de las plantas	J. Von Liebig
1903	Establecimiento del cloroplasto como centro de la fotosíntesis	K. Timiriazev
1926	Descubrimiento de las auxinas	F. Went
1926	Descubrimiento de las giberelinas	E. Kurosawa
1934	Identificación del etileno como fitohormona	R. Gane
1937	Formulación del ciclo de Krebs	H. Krebs
Década de 1950	Descubrimiento de las citoquininas	C. Miller y F. Skoog
1953	Descubrimiento del ciclo C_3 de asimilación del CO_2	M. Calvin
1966	Descubrimiento del ciclo C_4 de asimilación del CO_2	M. Hatch, C. Slack y P. Kortschak
1970	Descubrimiento del ácido abscísico	F. Addicott
1980 hasta la actualidad	Incorporación de la Ingeniería Genética y la Biología Molecular a los estudios de Fisiología Vegetal	Varios autores

3. La Fisiología Vegetal permite comprender el funcionamiento de las plantas, y aprovechar sus potencialidades para obtener el máximo rendimiento en determinadas condiciones climáticas. De tal forma, los conocimientos sobre Fisiología Vegetal se aplican en todas las prácticas agrícolas como la preparación de los suelos, la siembra, las labores culturales, la fertilización, el riego, el control de la floración y de la fructificación, la cosecha, la poscosecha y la maduración de los frutos. En general se puede afirmar que la Fisiología Vegetal es la base de todas las prácticas agrícolas.

4. La explicación y comprensión de cualquier proceso fisiológico como la absorción, el movimiento y la pérdida hídrica en la planta, descansa en principios, leyes y teorías de la Física, la Química y la Matemática. La materia viva está compuesta por átomos y moléculas orgánicas y la planta continuamente está sintetizando (anabolismo) y degradando (catabolismo) moléculas; es por tanto necesaria la formación en ciencias como la Química General, la Química Orgánica y la Bioquímica. En el campo de la Biología está muy vinculada a la Botánica en sus diversas ramas, y más recientemente a la Biotecnología, la Ingeniería Genética y la Biología Molecular. Además, Fisiología Vegetal permite fundamentar científicamente las prácticas de ciencias agronómicas como Ecología Agrícola, Fitotecnia, Riego y Drenaje, Fitopatología y Entomología, Horticultura, Fruticultura, Floricultura, Silvicultura, Producción de Pastos, Producción de Plantas Medicinales y Producción de Plantas Ornamentales.

5. En los últimos 30 años se han realizado numerosas investigaciones sobre las respuestas de las plantas y de los ecosistemas al incremento de la concentración de CO_2, a la sequía y a la temperatura, en las que se ha analizado el efecto individual de estos factores y las interacciones entre ellos. Han recibido especial atención las investigaciones relativas a los cambios en la fotosíntesis frente a las concentraciones elevadas de CO_2 y sus interacciones con la sequía, altas radiaciones y temperatura. Esto obedece a que el CO_2 es utilizado por las plantas para hacer fotosíntesis, que es el proceso mediante el cual las plantas producen compuestos orgánicos necesarios para su crecimiento y desarrollo, y que los cambios que ocurran en la concentración de este gas en la atmósfera -como consecuencia del cambio climático- afectarán a este proceso vital de las plantas.

CAPÍTULO 2

La Fisiología de las Relaciones Hídricas en las Plantas Superiores

Introducción

El desarrollo de la ciencia ha aportado conocimientos profundos, profusos y en ocasiones contradictorios en el campo de las relaciones del sistema continuo suelo-planta-atmósfera-agua. Este es un tema que desde hace mucho tiempo ocupa a biólogos, fisiólogos, ecólogos y edafólogos, los que sistemáticamente están produciendo abundante información al respecto.

La vida, que se originó y desarrolló en el agua, puede proseguir solamente con la participación obligatoria de esta sustancia. El agua no es únicamente el medio, sino también la matriz de la vida y pudiera ser considerada como el alimento más importante para todos los seres vivos. Las plantas liberan a la atmósfera grandes cantidades de agua por transpiración; un árbol de 10 m de altura, en un solo mes de verano transpira 4 500 litros (Taíz y Zieger, 2006). La producción agrícola demanda grandes volúmenes de agua. La productividad (g masa seca.m^{-2}año^{-1}) está altamente relacionada con las precipitaciones, que determinan la disponibilidad natural de agua en los agroecostimas agrícolas (Figura 2.1).

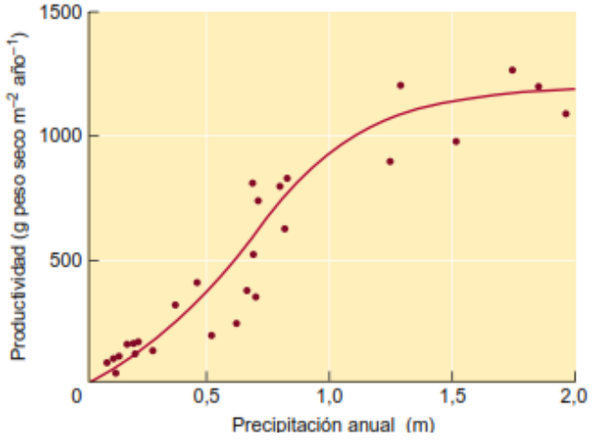


Figura 2.1. Relación entre la productividad y la precipitación anual.
Fuente: Taíz y Zeiger (2006).

El estrés hídrico es en cuanto a la cantidad de masa vegetal afectada, el estrés más importante que pueden sufrir las plantas y especialmente, los cultivos. Tudela y Tadeo (1993) informaron que un tercio de la superficie que potencialmente se podría cultivar en nuestro planeta recibe un aporte de agua insuficiente para el desarrollo vegetal, mientras que en el resto, la falta de agua reduce los rendimientos agrícolas en mayor o menor medida. Por otra parte, de acuerdo con Kramer (1983) las pérdidas agrícolas ocasionadas por el estrés hídrico son superiores al conjunto de las pérdidas producidas por los restantes tipos de estreses. En la actualidad, uno de los resultados esperados como impacto del cambio climático es un incremento en la frecuencia de la sequía y los eventos de altas temperaturas, que provocarán estrés en las especies nativas y las plantas cultivadas.

El agua útil para la agricultura y la vida, como otros recursos naturales, existe en una cantidad finita; su calidad y sus reservorios están siendo modificados por el impacto del cambio climático global, así como por el incremento del uso demandado por el desarrollo económico y social de los países. La gama de suelos es muy amplia; inmensos son los recursos fitogenéticos de importancia económica y en extremo variable y diverso el clima.

El escenario resumido en los párrafos precedentes permite afirmar que constituye un extraordinario desafío explicar los diferentes aspectos de la fisiología de las plantas en el sistema continuo agua-suelo-planta-atmósfera; al mismo tiempo es una necesidad su conocimiento, su interpretación y explicación por el gran impacto que tiene el recurso hídrico en la productividad de los agroecosistemas.

El objetivo general de este tema es presentar una visión de la fisiología de las relaciones hídricas en los organismos vegetales superiores en interacción con los factores edáficos y climáticos: cómo las plantas absorben el agua, la transpiración, la eficiencia en el uso del agua, las necesidades hídricas, el balance hídrico y la productividad vegetal. Este conocimiento es sustento esencial para el buen manejo y utilización del agua en las prácticas agrícolas de riego, con independencia de la técnica de riego que se emplee y en las diferentes condiciones agroclimáticas donde se aplique. En el escenario de nuestro tiempo, en el que la disponibilidad de fuentes de agua dulce es cada vez menor y a la vez aumenta la demanda por el aumento de las superficies de tierras dedicadas a la agricultura, el crecimiento de la producción industrial, el consumo humano, y en el que para muchas regiones del mundo se acentuará la sequía por impacto del cambio climático, estos conocimientos resaltan su importancia.

2.1. El agua en el suelo

El suelo aporta los nutrientes minerales, sirve de soporte a las plantas y le suministra a estas

la humedad que necesitan para el crecimiento y el desarrollo y para cubrir los requerimientos hídricos elevados que por transpiración tienen las plantas.

El agua en el suelo está retenida por diferentes fuerzas, a causa de la existencia de sales disueltas, en un fenómeno de interfase entre los poros y las partículas coloidales del suelo que disminuyen la energía libre del agua y hacen que ella sea adsorbida (retenida en la superficie de las partículas por fuerzas eléctricas) temporalmente por el suelo.

La fuerza o el potencial hídrico -grado de energía libre del agua en el suelo- depende de la cantidad presente, de la proporción de sales y solutos disueltos en el agua, la cantidad de materia orgánica en el sustrato y la textura del suelo. Mientras menor es el contenido volumétrico de agua en el suelo (menor porcentaje de humedad), es mayor la concentración de sales presentes y mayor la cantidad de coloides existentes. Ambos tipos de compuestos determinan un menor potencial hídrico del suelo; las moléculas de agua están más fuertemente retenidas en este y es mayor el esfuerzo que debe hacer la planta para absorberlas.

2.1.1. La textura y la capacidad de retención hídrica de los suelos

La cantidad de agua aprovechable por la planta que un suelo puede retener está determinada por sus propiedades físicas y químicas y por otros factores edáficos. Entre las características y propiedades de los suelos que influyen en la cantidad de agua asimilable se señalan: textura, estructura, porosidad, compactación, fertilidad, temperatura, aireación y actividad biológica del suelo, entre otros. También factores inherentes a la propia planta influyen sobre la cantidad de agua útil que puede obtener del suelo; la capacidad de absorción hídrica del sistema radical, su actividad metabólica, así como sus hábitos de crecimiento y desarrollo resultan cualidades importantes en la determinación de la cantidad de agua asimilable en el suelo.

La estructura y la textura constituyen dos propiedades físicas de los suelos que determinan la proporción de aire y agua en ellos; la capacidad de retención máxima de un suelo de arena muy gruesa es solo el 25 % de la de un suelo de textura fina. En la medida en que disminuyen las dimensiones de las partículas que determinan la textura del suelo aumenta su capacidad de retención hídrica, debido al gran aumento que experimenta el área superficial por gramo de partículas. En la Tabla 2.1 es posible apreciar que un suelo de textura fina (arcilla arenosa, arcilla limosa y arcilla) retiene de 3 a 4 veces más agua por pie de suelo que otro de textura muy gruesa.

Tabla 2.1. Capacidad de retención hídrica de los suelos en dependencia de la textura

Tipo de Textura	Capacidad de retención en pulgadas de agua por pie de suelo
Textura muy gruesa: arenas muy gruesas	0.4 a 0.75
Textura gruesa: arenas finas y franco arenoso	0.75 a 1.25
Textura grueso moderada: Franco arenoso y arenoso fino	1.25 a 1.75
Textura media: Franco arenoso muy fino y franco limoso	1.50 a 2.30
Textura moderable fina: Franco arcilloso, franco arcilloso limoso y franco arcilloso arenoso	1.75 a 2.50
Textura fina: Arcilla arenosa, arcilla limosa y arcilla	1.60 a 2.50
Turba y estiércol	2.00 a 3.00
Fuente: Gardner (1964)	

En la capacidad de retención del suelo también influyen sus características químicas; por eso los suelos de elevado contenido de materia orgánica (turba, estiércol, compost, vermicompost y otras formas orgánicas) poseen la más alta capacidad de retención de agua (de 4 a 5 veces más agua por pie de suelo que los arenosos). Esta es una de las razones que sustentan los efectos beneficiosos de los abonados orgánicos de los suelos. También los elementos minerales presentes en exceso en el suelo pueden afectar la capacidad de retención y la cantidad de agua aprovechable por la planta.

2.1.2. Capacidad de campo y punto de marchitez

En dependencia del estado o contenido del agua en el suelo se han establecido las definiciones de “capacidad de campo” o “máxima retención de humedad” y el de “punto de marchitez permanente”, que se reconocen como estados de máxima importancia agrícola al definir los límites del agua útil o aprovechable por las plantas.

El estado de capacidad de campo, retención máxima de humedad o de saturación hídrica del suelo, como indistintamente se denomina, se alcanza una vez que el agua gravitatoria drena hacia los horizontes inferiores del suelo a través de los poros después de una lluvia copiosa o un riego abundante. Una vez que ha drenado toda el agua libre, se dice que el suelo ha quedado a su máxima capacidad de retención y este estado se conoce como capacidad de campo. En esta condición, la fuerza de retención de la humedad en los capilares del suelo es muy baja y el agua está retenida con un potencial de energía o fuerza equivalente a un tercio de atmósfera o bar (0.1 MPa = 1 bar = 1 atmósfera = una columna de agua de 10 m) por lo que el agua es de fácil absorción por el sistema de raíces de la planta. Un suelo a capacidad de campo resulta la condición de humedad más adecuada para el desarrollo de las plantas, pero la duración de este estado en el suelo es efímera. Como se aprecia en la Tabla 2.2, la cantidad de humedad en

procentaje para el estado de capacidad de campo se incrementa de manera progresiva desde los suelos con textura gruesa hacia los de textura fina. En términos de humedad, un suelo arenoso a capacidad de campo tiene un 9 % de humedad, mientras un suelo arcilloso tiene un 35 %; es decir, este último tipo de suelo a causa de su textura arcillosa posee cuatro veces más de humedad en estado de saturación.

A medida que el contenido de humedad en el suelo disminuye, decrece su energía libre y por tanto decrece el potencial hídrico del suelo, por lo que es cada vez más difícil para las plantas absorber agua, y llega un momento en que las plantas comienzan a presentar marchitez. La figura 2.2 ilustra la relación, para un suelo arenoso y otro arcilloso, entre el contenido hídrico del suelo (en %) y la energía libre del agua (Potencial hídrico en MPa). Cuando el nivel de humedad en un suelo provoca marchitez en las plantas se afirma que el mismo está en punto de marchitez permanente o lo que es lo mismo, en el límite inferior de agua aprovechable por las plantas. En este estado del suelo, el agua está retenida con una tensión equivalente a 15 atmósferas o bares o de 1.5 MPa, por lo cual es muy difícil para las plantas absorberla, se marchitan, y mueren si no se les provee de agua oportunamente.

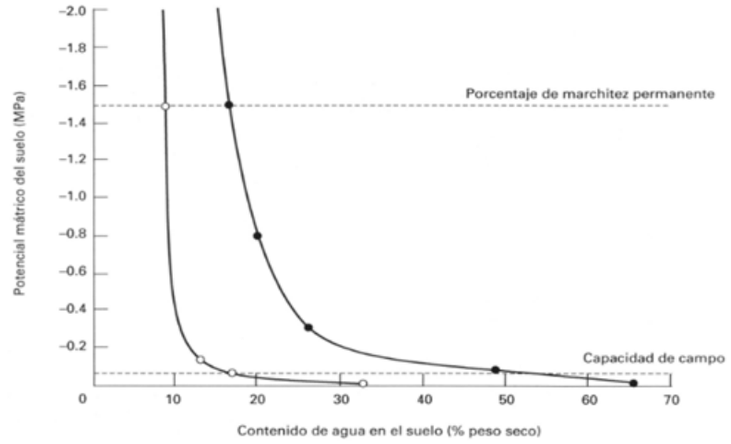


Figura 2.2. Potenciales mátricos de un suelo arenoso (○) y otro arcilloso (●) en función del contenido hídrico del suelo.
Fuente: Azcón-Bieto y Talón (2008).

Es por ello que se considera como agua útil o humedad aprovechable para la planta la que es retenida en los capilares de los suelos cuando estos se encuentran entre el estado de capacidad de campo y el punto de marchitez permanente. El agua capilar está representada por las moléculas retenidas en los espacios capilares y poros pequeños a causa de las fuerzas de cohesión y adhesión, las cuales adsorben al agua en un rango de fuerzas que oscila entre - 0.1 y - 1.5 MPa.

El contenido de agua retenida entre capacidad de campo y punto de marchitez permanente que conforma la humedad aprovechable o útil del suelo para la planta, en términos de porcentaje, se muestra en la Tabla 2.2, apreciándose que la cantidad de agua aprovechable es variable según el tipo de textura del suelo. Los suelos arcillosos suelen tener de 3 a 3,5 veces más agua aprovechable para la planta que los suelos arenosos.

Sin embargo el concepto de agua útil a la planta es muy relativo y cambiante, debido al elevado número de factores que la condicionan: el tipo de suelo, sus características químicas, físicas y biológicas, el tipo de planta y su actividad bioquímica y fisiológica, especialmente en su sistema raigal, y todo ello bajo la acción del clima.

Tabla 2.2. Valores medios de Capacidad de Campo, Punto de Marchitez Permanente y Humedad Aprovechable (en %) para suelos de distintas texturas, considerando una proporción normal y homogénea de materia orgánica

Textura del Suelo	Capacidad de Campo	Punto de Marchitez	Humedad Aprovechable
Arenoso	9	4	5
Franco Arenoso	14	6	8
Franco	22	10	12
Franco arcilloso	27	13	14
Arcilloso arenoso	31	15	16
Arcilloso	35	17	18
Fuente: Comisión Nacional de Riego (2001)			

2.1.3. El potencial hídrico en el suelo

La relatividad del concepto de agua útil o aprovechable, la diversidad de factores que la determinan y su expresión en porcentaje, condujeron a varios científicos en la década del 60 del siglo XX a proponer la aplicación de la teoría termodinámica para la explicación del estado del agua en el suelo y en la planta, así como para sus relaciones en el sistema suelo-planta-atmósfera, teoría que al cierre de la década del setenta del siglo pasado alcanzó consenso universal.

Esta teoría define que el agua en el suelo sufre un decrecimiento en su energía libre debido a las partículas de suelos -coloides hidrofílicos y solutos- la presión y la gravedad, y esta magnitud se conoce como potencial hídrico (Ψ), que está constituido por el potencial de soluto, el potencial mátrico, el potencial de presión y el potencial de gravedad. La ecuación y sus componentes aparecen en el Cuadro 2.1.

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_m + \Psi_p + \Psi_g$$

Donde:

Ψ = **Potencial hídrico**

Ψ_s = **Potencial de soluto**

Ψ_m = **Potencial mátrico**

Ψ_p = **Potencial de presión**

Ψ_g = **Potencial de gravedad**

Cuadro 2.1. El potencial hídrico y sus componentes

En esta terminología, el potencial de soluto u osmótico (Ψs) tiene su causa en el decrecimiento de la energía libre del agua en el sistema suelo debido a las sales y otros solutos, y es siempre negativo. En los suelos húmedos este componente generalmente es despreciable a causa de la baja concentración de solutos, pues su valor no supera - 0,02 MPa. Sin embargo, en los suelos salinos la concentración de sales es significativa, por lo que el potencial de soluto puede alcanzar el valor de - 0,2 MPa o incluso ser mucho menor. También un manejo incorrecto de la fertilización mineral (si se realiza con mucha frecuencia, en gran cantidad, sin utilización de riego) y la utilización indiscriminada de agua con altos contenidos de sales para el riego pueden deprimir marcadamente los valores del potencial de soluto en el suelo, con impacto negativo para la planta.

El potencial mátrico (Ψm), expresa la disminución de la energía libre del agua en el suelo debido a las fuerzas de superficies de las partículas y coloides que lo componen. El potencial mátrico resulta la fuerza fundamental que retiene el agua en el suelo y sus valores disminuyen al decrecer el contenido de humedad en el suelo. La distinción entre Ψs y Ψm es difícil de establecer debido a que es complejo identificar si las partículas son solutos o sólidos, por lo que de manera general el segundo suele incluir al primero.

El tercer componente del potencial hídrico del suelo es el potencial de presión, presión hidrostática o presión verdadera Ψp; en suelos saturados o muy humedecidos el valor es cercano a cero y decrece cuando el suelo se seca. El Ψp está representado por la diferencia de presión hidrostática con el punto de referencia y su valor puede ser positivo o negativo. En general la presión hidrostática varía muy poco en las capas superficiales de los suelos, por lo que el Ψp es igual a la presión atmosférica y esta igual a cero, lo que explica que este componente no sea considerado para determinar el nivel de energía libre del agua en el sistema suelo.

El Ψg representa la diferencia de energía potencial consecuencia de la gravedad y su magnitud se debe a la diferencia de altura con el nivel de referencia; su valor es positivo si es mayor que el nivel de referencia, y negativo si es inferior, por lo que toma valor de cero para la determinación de la energía libre del agua en el suelo.

El agua se mueve en el suelo por flujo másico a causa del gradiente de presión y también el fenómeno de la difusión hace alguna contribución al movimiento hídrico. De tal manera, el movimiento del agua en el suelo se debe a diferencias o gradientes de potenciales hídricos a causa de las fuerzas matriciales o las fuerzas superficiales en los capilares (Ψm), al ser ignorados por sus bajos valores los potenciales Ψs, Ψp y Ψg como se ha explicado anteriormente. En resumen, el movimiento del agua en el suelo tiene su origen en las diferencias de potencial mátrico (Ψm) entre un punto y otro. La diferencia entre la energía libre del agua en el suelo y en el sistema radical provocará el flujo hídrico hacia este último, debido a la existencia de un gradiente de energía libre o de potencial hídrico entre el suelo y la raíz. La velocidad del flujo será inversamente proporcional a la resistencia entre ambos compartimentos. El Cuadro 2.2 resume el flujo hídrico y sus componentes.

$$F_{Agua} = (\Psi_{Suelo} - \Psi_{Raíz} / R)$$

(-0,2 MPa) > (-0,5 MPa)

Movimiento del agua

F_{Agua}: Flujo de agua
Ψ_{Suelo}: Potencial hídrico del suelo
$\Psi_{Raíz}$: Potencial hídrico en la raíz
R: Resistencia al fluio

Cuadro 2.2. El flujo hídrico y sus componentes

En conclusión, el potencial hídrico del suelo (Ψ_{Suelo}) será igual a su Ψm, y el agua se moverá hacia el sistema de raicillas y pelos absorbentes de la raíz si el potencial de agua radical es inferior (valor más negativo) al del suelo. Lo anterior explica que el agua aprovechable o útil a la planta puede ser absorbida por la raíz debido a que hay suficiente contenido de humedad y el agua posee un mayor nivel de energía libre en el suelo.

2.1.4. Las plantas como indicadoras del momento de riego

Es oportuno en este acápite referir algunas ideas sobre la restitución de la humedad al suelo mediante el riego, enfatizando en indicadores fisiológicos. Para estimar cuándo se debe practicar el riego al cultivo, existen diversos criterios: el primero de ellos consiste en tomar a las plantas como indicadoras; el segundo en tomar al suelo como indicador y el tercero, considerar los factores ambientales, por ejemplo a través de una bandeja de evaporación, junto con las características del cultivo y del suelo. Existen métodos prácticos y con instrumentos para determinar la frecuencia de riego, ya sea por apreciación o medición en las plantas o en el suelo, o métodos que integran el ambiente, el cultivo y el suelo (Comisión Nacional de Riego, 2001).

Cuando se utiliza a la planta como indicadora, se puede estimar la falta de agua en el suelo y por ende que la planta está necesitada -dado que el sistema radicular no restablece las pérdidas que se producen por transpiración- basándose en la observación de:

- El color de las hojas (tiende a disminuir la intensidad del color verde característico)
- Las condiciones de turgencia de la planta (al existir deficiencia hídrica en los tejidos se produce alteración en la morfología y estructura de las hojas, se inicia el plegamiento de estas, se produce la caída o inclinación de ramas)
- La aparición de síntomas de marchitez.

El uso de la planta como indicadora de cuándo regar forma parte de los saberes ancestrales de la práctica productiva en todas las regiones agrícolas del mundo. No obstante, para el inexperto es peligroso esperar que aparezcan síntomas visuales de falta de agua para dar un riego, dado que con este método se corre el riesgo de confundir los síntomas de déficit de humedad con síntomas similares producidos por enfermedades u otras causas. Cuando esos síntomas se presentan, las plantas están sufriendo el déficit y pueden haberse producido daños irreversibles, debido a que la disminución del Ψ hídrico foliar de las plantas hasta niveles muy bajos se corresponde con alteraciones de presión, química, metabólica y fisiológica a nivel celular (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2001).

El uso de instrumentos, en particular la técnica de Scholander et al. (1965) conocida como cámara de presión, método sencillo, rápido, preciso y de uso portátil, que durante muchos años no tuvieron los fisiólogos y ecólogos, permite medir el potencial hídrico en unidades de presión en las hojas de las plantas. Resulta ideal para establecer en qué momento aplicar el riego para satisfacer las necesidades hídricas de los cultivos; se ha demostrado que la determinación periódica del potencial hídrico foliar puede ser un método efectivo para el conocimiento de la necesidad del agua de la planta durante la programación del riego, así como para controlar la magnitud del estrés hídrico ya sea por exceso de agua o por defecto (Ferreyra et al., 2006; Girona et al., 2006; García et al., 2010). Sin embargo, la mayoría de los métodos para aplicar el agua que necesitan las plantas se fundamentan en tomar al suelo como indicador o en considerar los factores ambientales, por ejemplo a través de una bandeja de evaporación, junto con las características del cultivo y del suelo.

A manera de conclusión sobre el agua en el suelo puede afirmarse que la cantidad de agua aprovechable por la planta que el suelo puede retener está determinada por sus propiedades físicas, químicas, biológicas y otros factores edáficos. Entre las características y propiedades de los suelos que influyen en la cantidad de agua asimilable se señalan: textura, estructura, porosidad, compactación, fertilidad química, temperatura, aireación y actividad biológica del suelo, entre otros. También factores inherentes a la propia planta influyen sobre la cantidad de agua útil que reserva el suelo, entre ellos: la capacidad de absorción hídrica del sistema radical,

su actividad metabólica, así como sus hábitos de crecimiento y desarrollo resultan cualidades importantes en la determinación de la cantidad de agua asimilable en el suelo. El agua útil o humedad aprovechable para la planta corresponde a la que está retenida en los capilares del suelo (Ψm) y comprendida entre el estado de capacidad de campo y el coeficiente de marchitez. El agua capilar está representada por las moléculas retenidas en los espacios capilares y poros pequeños a causa de las fuerzas de cohesión y adhesión (fuerzas superficiales) las cuales adsorben al agua en un rango de presión que oscila entre - 0.1 y - 1.5 MPa.

2.2. Importancia del agua para las plantas

La vida se originó y desarrolló en el agua, y puede proseguir solamente con la participación obligatoria de este líquido vital. El agua no es únicamente el medio, sino también la matriz de la vida y pudiera ser considerado como el alimento más importante para todos los seres vivos, a la vez que es parte imprescindible de todos los organismos. En las plantas es el componente dominante y todas las manifestaciones vitales están indisolublemente vinculadas con el agua.

Las propiedades químicas y físicas del agua determinan el papel biológico que desempeña como parte integrante obligatoria de todos los tejidos vegetales. Así, la estructura de las moléculas de agua tiene una función decisiva en la organización estructural y la estabilidad funcional del protoplasma, determinando la intensidad y dirección de los procesos bioquímicos y fisiológicos al nivel celular.

También el agua juega un rol muy importante en la creación de los estados de excitación electrónica y en la propagación de la excitación a nivel subcelular y celular. La molécula de agua es fuente de hidrógeno y de electrones en el proceso fotosintético, por lo que constituye un nutriente; no obstante, debe precisarse que la cantidad de agua que se requiere para este proceso es pequeña y constituye aproximadamente el 0,01 % de la cantidad total utilizada por la planta. De acuerdo con Salisbury y Ross (1994) pocos procesos metabólicos ocurren sin la utilización o producción de moléculas de agua; sin embargo, el agua es más importante como medio para las reacciones bioquímicas que como reactivo o producto.

Otra de las importantes funciones del agua es la de actuar como disolvente para muchas sustancias tales como sales inorgánicas, azúcares, aniones orgánicos y muchos otros metabolitos celulares. También el agua en su forma líquida permite la difusión y el flujo másico de solutos, razón por la cual es esencial para la circulación y distribución de los elementos minerales y metabolitos en el interior de las plantas.

Al agua le son propias fuerzas de cohesión entre sus moléculas y de adhesión con otras, así como una extraordinariamente alta tensión superficial. Estas propiedades físicas revisten suma importancia en los fenómenos de absorción y transporte de las soluciones entre las células, los tejidos y los órganos de los vegetales.

El agua en las plantas tiene también la misión biológica de mantener la forma y estructura en las hojas, las raíces y otros órganos vegetales, dado que el contenido hídrico vacuolar ejerce presión sobre el protoplasma y la pared celular, manteniendo así el estado de turgencia de los tejidos.

A escala celular las moléculas de agua se adsorben en las superficies de las partículas y estructuras subcelulares formando capas de hidratación que influyen en las reacciones químicas; así los componentes de las proteínas y los ácidos nucleicos deben sus estructuras moleculares y por consiguiente sus actividades biológicas, a su estrecha asociación con moléculas de agua (Salisbury y Ross, 1994; Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2001).

Debe señalarse también que el alto calor de vaporización que posee el agua es la propiedad física que protege a las plantas del recalentamiento y garantiza la estabilidad térmica de la estructura vegetal.

En resumen, el agua es la sustancia o molécula dominante en el cuerpo de la planta y debido a sus propiedades químicas y físicas, determina la estabilidad estructural protoplasmática y de los orgánulos funcionales celulares, es el vehículo para el transporte de los solutos y gases, interviene en la forma de los órganos, aporta hidrógeno y electrones, es el medio en que se realizan los procesos y reacciones del metabolismo, interviene en la estabilidad estructural de las macromoléculas y es el agente termorregulador de la planta. Por todo lo anteriormente descrito no pocos especialistas consideran que la Fisiología Vegetal es en grado sorprendente el estudio del agua y otros afirman que la Fisiología Vegetal es en gran medida el estudio de las relaciones hídricas.

2.3. Contenido hídrico en las plantas

El agua es el componente mayoritario de los tejidos vegetales; normalmente representa más del 70 % de la masa fresca de los tejidos y valores superiores al 90 % son muy frecuentes en los tejidos de los órganos en crecimiento como las hojas, los frutos y también en los ápices caulinar y radicular. Datos de numerosos autores muestran que en las plantas herbáceas el contenido

hídrico representa entre el 80-90 % del peso fresco y en las leñosas puede ser superior al 50 %. La cantidad de agua en los diferentes órganos y para distintos tipos de plantas es muy variable. Roque y Ribeiro (2006) informan que en la masa del cuerpo de una planta, por término medio, el protoplasma contiene entre un 85 y un 90 % de agua y que el contenido hídrico en las raíces, expresado en tejido fresco, varía de 71 a 93 %; en las ramas, de 48 a 94 %; en las hojas, de 77 a 98 % y en los frutos de 84 a 94 %.

El agua en la célula vegetal constituye el componente dominante de su contenido; embebe las paredes celulares y ocupa el lumen de vasos, traqueidas y fibras, formando en la planta una fase líquida continua desde las raíces hasta las hojas. A escala celular el protoplasma de las plantas contiene un promedio de agua que puede variar entre 90-95 %, mientras que en el jugo vacuolar el agua puede alcanzar la cifra de hasta un 98 %. El contenido hídrico es elevado en las membranas y orgánulos subcelulares. Por otra parte, la planta a través de las raíces se prolonga en el suelo y mediante las superficies aéreas evaporantes contacta con el vapor de agua de la atmósfera, formando de esta manera el llamado continuo suelo-planta-atmósfera.

El contenido o estado hídrico de las plantas puede ser estudiado y cuantificado con los términos de: contenido hídrico (CH), contenido hídrico relativo (CHR), déficit hídrico de saturación (DHS) y potencial hídrico (Ψ). Estos términos se utilizan de manera independiente o combinada en las investigaciones, en las publicaciones científicas periódicas y en los tratados de Fisiología Vegetal para cuantificar el contenido de agua en la planta e informar cómo se modifica según el genotipo (características morfológicas y estructurales) y los efectos que generan los factores del ambiente en que crecen y se desarrollan (de manera independiente y en sus múltiples interacciones) y en particular las prácticas, técnicas y tecnologías que el hombre ha introducido en el desarrollo de la agricultura.

En este apartado se explica y documenta el estado del agua en la planta en términos de contenido hídrico (CH), entendida, estudiada y expresada como porcentaje del peso seco, como se refleja en el Cuadro 2.3 que contiene la ecuación y la identificación de los términos.

$$CH = (P_f - P_s) / (P_s). 100$$

Donde:
CH: Contenido hídrico
P_f: peso fresco de la muestra
P_s: peso seco de la muestra

Cuadro 2.3. El contenido hídrico y sus componentes

Es oportuno señalar que las determinaciones del contenido hídrico en función del peso seco, debido a los cambios diarios y estacionales que esta variable sufre, para algunos fisiólogos (Revilla y Zarra, 2001) no son satisfactorias, y se aconseja emplear el Contenido Hídrico Relativo (CHR), que consiste en expresarlo sobre la base del peso fresco a plena turgencia (Pt), tal como se refleja en el Cuadro 2.4 que contiene la ecuación y la definición de los términos:

$$CHR = (P_f - P_s) / (P_t - P_s). 100$$

CHR: Contenido hídrico relativo

Pf: Peso fresco de la muestra

Pt: Peso de turgencia de la muestra

Ps: Peso seco de la muestra

Cuadro 2.4. El contenido hídrico relativo y sus componentes

El estado del agua en los tejidos -es decir, su movilidad y su actividad fisiológica- depende de su energía libre, la que en el medio biológico es función de diferentes moléculas y sustancias. En Fisiología Vegetal se acostumbra a distinguir las fracciones relativas de agua libre y el agua fijada, clasificación que es convencional, por ser dudosa la existencia de moléculas de agua libre en el tejido vegetal. El agua fijada, llamada indistintamente combinada, retenida, osmoadsorbida o coloidoretenida es el agua ligada, con una u otra fuerza, por los coloides y por las sustancias osmóticas activas en el medio celular. Así la actividad bioquímica y fisiológica celular determinante de la cantidad de metabolitos (macromoléculas y sus asociaciones), de iones orgánicos e inorgánicos presentes, finalmente es definitiva en el grado de actividad y energía libre que presente el agua en la planta.

En la literatura es común encontrar la afirmación de que el agua coloidoretenida contribuye a garantizar la resistencia de las plantas a las condiciones ambientales adversas, mientras el agua más flojamente retenida (osmoadsorbida) es la que participa en los procesos bioquímicos y fisiológicos.

El contenido hídrico de los tejidos vegetales es altamente variable en dependencia del tipo de planta y es desigual en los distintos órganos de una misma planta y en los diferentes tejidos de un mismo órgano. Las hojas de una misma planta de diferente edad contienen distintas cantidades de agua y por lo general a las hojas más jóvenes le es inherente el más alto contenido acuoso, el que disminuye progresivamente a medida que las hojas envejecen. Los cambios metabólicos y fisiológicos que ocurren durante la ontogénesis de los órganos modifican su capacidad de hidratación, lo que generalmente obedece a cambios de los coloides protoplasmáticos. El contenido hídrico foliar es muy variable en las plantas.

El contenido hídrico de los tejidos vegetales resulta también muy variable por la influencia de las fluctuaciones de las condiciones medioambientales en que se desarrollan las plantas. Efecto particularmente pronunciado sobre el contenido acuoso, y en especial sobre los órganos jóvenes, tienen las variaciones del contenido de humedad de los suelos en que crecen las plantas.

La humedad y la fertilidad de los suelos modifican el contenido hídrico; los suelos pobres en fertilidad y con baja disponibilidad de agua disminuyen el contenido hídrico foliar. Los datos en la Tabla 2.3 muestran los efectos de la disponibilidad de agua, el nitrógeno, el fósforo y el potasio en el contenido de agua y sus fracciones relativas en el tejido foliar de especies de cítricos durante el periodo de vivero. Se aprecia que el contenido total de agua -y de ella, el agua libre relativa- aumenta en el tejido foliar con el aumento de la disponibilidad hídrica en el suelo. La baja disponibilidad de agua en el suelo incrementa el agua combinada en el tejido foliar, y este efecto se acentúa si se asocia a alta fertilidad con NPK; ambos impactos reflejan adaptaciones de las plantas al estrés combinado de deficiencia hídrica y alta concentración mineral, lo cual está bien documentado en la información científica.

Tabla 2.3. Efectos de la disponibilidad de agua y fertilidad en NPK sobre el contenido total y formas relativas de agua en tejido foliar en especies de Citrus durante la fase de vivero

% Humedad de la Capacidad Máxima de Retención	Fertilización Con NPK	Contenido Total de Agua (CTA)	Agua Libre Relativa (ALr)	Agua Combinada (AC)	Proporción (ALr) / (AC)
40	NPK	60, 25	24, 42	35, 83	0, 682
	2NPK	60, 59	23, 33	37, 26	0, 626
60	NPK	63, 12	31, 43	31, 69	0, 946
	2NPK	63, 47	30, 26	33, 21	0, 911
80	NPK	64, 66	32, 79	31, 85	1, 029
	2NPK	64, 00	33, 39	30, 61	1, 091

Fuente: Torres (1978)

También el contenido hídrico es modificable por influencia de la especie, la variedad, el órgano, la edad del órgano y por las condiciones ambientales en que se desarrollan las plantas, por lo que las determinaciones cuantitativas representan sólo cifras aproximadas y siempre relativas. Para ilustrar esta afirmación, la Tabla 2.4 presenta para el cultivo de los cítricos (edad entre 13-15 años) que el contenido de agua foliar y sus fracciones son influidas por la variedad, el portainjerto o patrón sobre el que están injertadas, la fenofase de los árboles y los cambios de los factores climáticos a través de las estaciones anuales. En el ejemplo citado se encuentran valores que van desde 54 hasta 73 % para el contenido total de agua, de 27 hasta 42 % para el agua libre y entre 22 y 35 % de agua combinada en el tejido foliar de hojas maduras de plantas adultas del género Citrus en dependencia de la variedad, el portainjerto o patrón sobre el que están injertadas, la fenofase de los árboles y el año. Así, patrones o portainjertos que inducen árboles grandes, frondosos y con potentes sistemas radiculares como *Citrus volkameriana* y *Citrus macrophylla* provocan que las variedades que crecen sobre ellos tienen los más altos valores de agua total y libre en el follaje, mientras que el patrón o porta injerto de naranjo agrio -uno de los más usados en distintas condiciones agroclimáticas- es efector de los más altos valores para el agua combinada, carácter que confiere resistencia a la sequía. Es de observar que diferencias genotípicas en la resistencia al flujo hidráulico en las raíces han sido encontradas en los cítricos (Syvertsen, 1981); los patrones naranjo 'Agrio' y mandarina 'Cleopatra' tienen mayor resistencia que la que poseen el limón 'Rugoso' o el citrange Carrizo.

Otro ejemplo que muestra cómo las condiciones ambientales y la propia planta influyen en el contenido hídrico foliar, lo indica González (1998) para árboles de un ecosistema natural en la región de Islas Canarias, a través de los valores del Contenido Hídrico Relativo (RWC), señalando valores que oscilan entre 92 y 98 % en los días de invierno y que aumentan en la medida que se desciende del dosel vegetal, lo cual evidencia el efecto estacional y el nivel de inserción de las hojas en el árbol sobre el estado o contenido hídrico.

Los factores bióticos modifican el contenido de agua en el tejido de las plantas. En general las enfermedades que pueden presentase en las raíces, el sistema vascular y en las hojas disminuyen el contenido total y las proporciones de las fracciones hídricas al provocar alteraciones en los procesos de absorción, circulación del agua y la transpiración. Así en las plantas del género *Citrus* la enfermedad del "blight", que provoca afectaciones al sistema vascular xilemático, en las hojas reduce el contenido total de agua, decrece la forma libre y hace incrementar la cantidad de agua más firmemente retenida en el tejido, alteraciones que se hacen más acentuadas con la severidad de la enfermedad (Tabla 2.5).

Tabla 2.4. Efectos de la variedad, portainjerto, fenofase y el clima sobre el contenido de agua y sus formas en el tejido foliar de los árboles de cítricos

FACTORES		CTA (%)		CARL (%)		CAC (%)	
		1985	1986	1985	1986	1985	1986
Efecto de la variedad	m. Dancy	54,01b	-	26,9b	-	24,9	-
	n. Valencia	54,5b	58,2b	30,8b	33,5b	22,4	24,7b
	t. Marsh	62,2a	72,5a	37,9a	40,8a	22,9	31,7ª
	NS	***	***	**	**	Ns	*
	ES	0,014	0,005	0,032	0,036	0,040	0,048
Efecto del Patrón	C. macrophylla	59,2a	64,5b	33,5b	37,5	21,9bc	27,0
	C.volkameriana	58,2a	-	39,8a	-	19,5c	-
	c. Carrizo	56,1b	-	29,0c	-	24,8ab	-
	n. Agrio	55,5bc	67,2	26,5d	39,4	26,5a	27,8
	m. Cleopatra	54,9c	63,6c	29,5c	34,9	22,9abc	30,7
	NS	**	***	***	ns	**	ns
	ES	0,018	0,006	0,041	0,045	0,052	0,058
Efecto de la fenofase	floración-brotación	55,9	64,2b	28,4b	41,9a	26,1ª	22,3b
	Fructificación	57,6	67,2a	35,5a	33,2b	20,8b	34,7ª
	NS	ns	***	***	**	**	***
	ES	0,011	0,0053	0,026	0,036	0,033	0,047

NS: Nivel de significación, ES: Error estándar., CTA: Contenido total de agua.
CARL: Contenido de agua relativamente libre., CAC: Contenido de agua combinada.
Fuente: Torres *et al.* (2003)

Tabla 2.5. Incidencia del Blight sobre indicadores hídricos al nivel foliar en árboles de naranja valencia con grados de declinación 1 y 2

Grado de afectación por Bligt	Contenido de agua Combinada (En %)	Contenido Agua Libre (En %)	Déficit hídrico de saturación. (En %)	Intensidad de Transpiración ($g\ dm^{-2}h^{-1}$)
Sana	18c	30a	12c	2,49a
Declinante 1	23b	25b	26b	0,88b
Declinante 2	27a	22a	37a	0,35c
ES_x	0,76	0,93	0,069	0,0323
Nivel de Significación	** P < 0,01	** P < 0,01	** P < 0,01	** P < 0,01

Fuente: Torres *et al.* (2003)

Las asociaciones de las micorrizas con el sistema radical, así como el empleo de diferentes biofertilizantes y bioproductos, poseen efectos favorables sobre el contenido hídrico de las plantas, lo cual está relacionado con los múltiples efectos beneficiosos que muestran, entre los que destacan el mejoramiento de la capacidad de absorción de agua debido al incremento provocado en el crecimiento del sistema radical de las plantas tratadas o con micorrizas nativas.

En resumen el contenido hídrico de los tejidos expresado en función de la masa seca muestra variación en dependencia de la especie, la variedad, la fenofase, los cambios climáticos que ocurren a través del día y de las estaciones, los factores bióticos, el contenido de humedad y la fertilidad del suelo en que crecen las plantas, por cuanto afectan a la absorción hídrica, su circulación, la transpiración y en general a todos los procesos metabólicos y fisiológicos en el organismo vegetal.

2.4. Relaciones hídricas en el nivel celular

Se conoce que las células vegetales maduras en los diferentes tipos de tejido, incluyen citoplasma, vacuola, orgánulos subcelulares y membranas que delimitan el jugo vacuolar, el citoplasma y los orgánulos. Las células de las plantas son muy ricas en iones inorgánicos y orgánicos, sales minerales y sustancias orgánicas diversas (azúcares, ácidos orgánicos, proteínas, entre otras) inmersas en agua constituyendo un estado único especial. También en las células -existe un complejo de membranas que permite la entrada y salida libre del agua, pero de permeabilidad selectiva y diferencial para los solutos que regulan el transporte. Estas características en las células permiten la ocurrencia de manera permanente de la difusión y la ósmosis en el interior de la planta y son fenómenos de extraordinaria importancia en el mantenimiento de su vida.

2.4.1. Déficit de presión de difusión (DPD)

La ósmosis interviene en la regulación del movimiento del agua entre los diferentes orgánulos celulares y entre las células vecinas, siendo el fenómeno regulado por la concentración de solutos y agua entre las zonas en intercambio. Este movimiento hídrico, incesante hacia dentro y fuera de la célula, se basa en la diferencia de energía libre que presenta el agua entre los diferentes puntos o zonas, lo que se fundamenta en las leyes de la termodinámica.

Bien entrado el siglo pasado, para expresar las relaciones hídricas a escala celular y de la célula con su medio exterior, los fisiólogos idearon numerosas terminologías con sus ecuaciones; se explicará la terminología empleada por Meyer y Anderson (1939) (citados por Levitt, 1954), al ser la más generalizada y usada hasta la década del 60 y porque toda la literatura científica escrita hasta ese entonces explicaba las relaciones hídricas en las plantas, como se observa en el Cuadro 2.5 que contiene la ecuación y definición de sus componentes.

DPD = PO – PT

Donde:

DPD = Déficit de presión de difusión

PO = Presión osmótica

PT = Presión de turgencia

Cuadro 2.5. El déficit de presión de difusión (DPD) y sus componentes

El déficit de presión de difusión (DPD) expresa la capacidad del agua de difundir desde una zona con más abundancia de esta sustancia hacia otra con menor cantidad, debido a la diferencia existente entre la presión osmótica (definida por la concentración de solutos osmóticamente activos) menos la presión de turgencia (dada por el contenido de la célula). Él termino DPD expresa la fuerza de succión, fuerza de absorción, presión de succión, presión osmótica efectiva o equivalente osmótico celular, como ha sido indistintamente llamado, para poner de manifiesto la capacidad de la célula para absorber el agua o para explicar el movimiento hídrico en el interior celular, entre células, tejidos y órganos. El valor del DPD siempre se expresa en unidades de presión y signo positivo.

El término PT se conoce como presión de turgencia y expresa la presión que ejerce el contenido celular sobre su pared y está dada por la entrada del agua al interior de la célula. La presión de turgencia es la encargada de mantener la posición normal y forma de las hojas, flores y frutos en las plantas y se considera determinante en el crecimiento. Al igual que el DPD, la PT se expresa en unidades de presión y con signo positivo. Finalmente el término presión osmótica (PO), expresa la capacidad potencial de la célula para absorber agua y está determinada por la concentración de solutos osmóticamente activos presentes en el jugo celular.

2.4.2. El potencial hídrico celular (Ψ)

La diversidad de términos y ecuaciones existentes hasta 1960 (prácticamente cada especialista había creado su terminología) y la necesidad de una teoría que permitiera comprender más integralmente la complejidad de las relaciones hídricas en el interior de la célula, entre células, tejidos y órganos, y de la planta con su medio externo, de manera precisa y comparable, condujo a que varios investigadores, basados en la teoría termodinámica, introdujeron el término del Potencial Hídrico. Este se representa por el símbolo Ψ y es desde principios de 1970 el término aceptado. Al analizar el contenido y movimiento de agua en el suelo (Apartado 2.1) se abordó el potencial hídrico en el suelo como concepto aplicable a cualquier sistema químico para caracterizar el nivel de energía libre del agua existente.

La definición del potencial hídrico se basa en el concepto de potencial químico, que caracteriza la energía libre por gramo de masa molecular de una sustancia. El potencial químico del agua es un concepto extremadamente valioso en Fisiología Vegetal: cuando se emplea el término potencial hídrico se está expresando la diferencia entre el potencial químico del agua en cualquier punto de un sistema químico y el del agua pura en condiciones standard (Mμ), por lo que el potencial hídrico, su ecuación y términos aparecen en el Cuadro 2.6.

$\Psi = M\mu - M\mu^o / V$

Ψ = Potencial hídrico

Mμ = Potencial químico del H_2O en un punto dado del sistema

$M\mu^o$ = Potencial químico del H_2O

V = Volumen molar del H_2O

Cuadro 2.6. El potencial hídrico como expresión del potencial químico del agua

Se asume que el potencial químico ($M\mu^o$) del agua pura es cero; entonces el potencial químico del agua en cualquier sistema químico ($M\mu$), así como en los sistemas biológicos, es decir, el potencial hídrico (Ψ) será menor que cero y por tanto negativo. La razón por la cual el potencial hídrico es tan importante en Fisiología Vegetal, es que permite de manera precisa explicar el movimiento o el sentido del intercambio hídrico del agua en el suelo, entre este y la planta y en el interior de esta última, lo cual no era posible con las diversas teorías que le precedieron, que utilizaban los conceptos de contenido hídrico (CH), contenido hídrico relativo (CHR) y déficit hídrico de saturación (DHS) expresados en magnitudes porcentuales.

En resumen, la capacidad de las moléculas de agua para moverse en un sistema particular se define como potencial hídrico (Ψ), que es una medida de la energía libre del agua en el sistema.

2.4.2.1. Componentes del potencial hídrico

De acuerdo con Slatyer (1967), Slavik (1974) y Kramer (1983), entre otros, el potencial hídrico consiste al menos de cuatro componentes independientes, quedando definido por los componentes de solutos, la presión de turgencia, las fuerzas matriciales, y el de gravedad, expresado por la misma fórmula que se presentó en el Cuadro 2.1 cuando se analizó el agua en el suelo, es decir, al nivel celular también se aplica: $\Psi = \Psi s + \Psi p + \Psi m + \Psi g$.

Debe acotarse que no siempre es posible identificar los cuatro componentes determinantes de la disminución de la energía libre a nivel celular.

En primer lugar, el Ψg representa la diferencia de energía potencial consecuencia de la gravedad, debida a la diferencia de altura con el nivel de referencia; es de valor positivo si es superior al nivel de referencia, y negativo cuando es inferior. Dado que el Ψg se incrementa en -0.1 unidades por cada 10 metros de altura, se puede inferir que será considerado como componente del Ψ celular solo en los grandes árboles mayores de 10 m, e ignorado en las plantas de menor porte.

En segundo lugar, la diferencia o distinción entre Ψs y Ψm es compleja de establecer dado que es difícil decidir si las partículas son solutos o sólidos, por lo que de manera general el primero suele incluir al segundo. Por otra parte, el Ψm es despreciable en células jóvenes de finas paredes celulares, lo que define una matriz celular de débiles fuerzas superficiales; sin embargo no puede ser ignorado en tejidos con una elevada proporción de matriz. Por tales razones de manera general se asume al Ψm incluido en el Ψs en el tejido vegetal.

El potencial osmótico (Ψs) o potencial de soluto, términos usados indistintamente, representa el decrecimiento en la energía libre del agua en el sistema celular debido a los sólidos disueltos en el agua. Es decir, que el potencial de soluto está determinado por la concentración de sustancias osmóticamente activas en la vacuola y es idéntico a la presión osmótica del jugo vacuolar (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2001). Expresa la disminución de la energía libre del agua, el potencial hídrico, en la célula a causa de los solutos presentes en esta. Valores promedios del Ψs de la savia celular de las hojas en una gran variedad de plantas se aprecian en la Tabla 2.6, según diferentes autores, observándose que su magnitud varía en el rango amplio desde -0,6 MPa para hierbas de forestas húmedas hasta -20 MPa para especies halófitas.

Tabla 2.6. Valores del Potencial Osmótico (MPa) para diferentes tipos de plantas

Tipo de planta	Ψ_S (Potencial Soluto)	Autor
Plantas suculentas	(-3 a –7)	Walter y Stadelmann (1974)
Plantas acuáticas	(-0,8)	
Plantas regiones cenagosas	(-0,9 a –1,4)	
Plantas de sombra	(-0,7 a –0,9)	
Hierbas forestas húmedas	(-0,6 a –1,4)	Pisek y Berger (1938) (citados por Levitt, 1954)
Hierbas de forestas secas	(-1,1 A –3,0)	
Plantas de zonas templadas	(-1,0 a –2,0)	Walter y Stadelmann (1974)
Plantas de sol	(-1,2 a 2,0)	
Hojas de árboles	(-1,5 a –1,9)	
Mandarina (*Citrus reticulata*)	(-4,8)	Salisbury y Ross (1994)
Coníferas	(-1,6 a –2,2)	Walter y Stadelmann (1974)
Pino blanco (lugar seco)	(-2,5)	
Coníferas siempre verdes	(-1,6 a –3,1)	Pisek y Berger (1938) (citados por Levitt, 1954)
Plantas siempre verdes	(-1,5 a –2,3)	Walter y Stadelmann (1974)
Árboles, arbustos de hojas caedizas	(1,4 a –2,5)	Pisek y Berger (1938) (citados por Levitt, 1954)
Algodón	(-1,9)	Meyer y Arderson (1939) (citados por Levitt, 1954)
Pastos (*Poa pratensis*)	(-1,4)	
Plantas regiones semiáridas	(-1,5 a –2,3)	Walter y Stadelmann (1974)
Halofitas	(-2,0 a –6,0 a -20,0)	
Tubérculos y bulbos	(-0,7 a –2,1)	
Frutos de tomate	(-0,9)	
Frutos de uva	(-3,8)	

El potencial de presión (Ψp) se define como la presión de turgencia celular, es decir, la presión que ejerce el contenido de la célula sobre su pared. A diferencia del potencial de soluto y del potencial mátrico, el potencial de presión aunque también se expresa en atm, bar u otra unidad de presión (los fisiólogos usan el MPa) tiene signo positivo, por constituir una presión verdadera. Debe anotarse que generalmente es positivo en las células vivas, pero en los elementos xilemáticos (células muertas) es a menudo negativo. El potencial de presión de las células en horas del día varía entre 0,3 y 0,5 MPa, pero en las horas nocturnas puede alcanzar el valor de 1,5 MPa. Para que pueda ocurrir el crecimiento celular, el (Ψp) debe estar por encima de su valor normal (0,5 MPa).

En cuanto al potencial mátrico (Ψm), las superficies con cargas eléctricas presentes en partículas arcillosas, proteínas, celulosa, etc; tienen una gran afinidad por el agua. Estas superficies tienen carga negativa que atraen los lados ligeramente positivos de las moléculas polares de agua. El Ψm representa el decrecimiento de la energía libre del agua a causa de los coloides y la matriz celular (por matriz se conoce a todo material que posea superficies que atraen y unen moléculas de agua). El Ψm está asociado al estado hídrico de las bordes interfaciales de la matriz, la estructura coloidal citoplasmática y la organización estructural en micela de la pared celular. También la reducción en la energía específica del agua es causada por proteínas, polipéptidos, almidón, y en general por todas las sustancias coloidales hidrofílicas, dotadas de gran atracción por el agua y que determinan el potencial mátrico componente del potencial hídrico celular.

Si bien se afirma que en la mayoría de las células en crecimiento el Ψm es más bien pequeño, en las semillas secas o un coloide seco, o superficies hidrofílicas puede tener un valor extremadamente bajo (tan pequeño como -300 MPa). También se considera que el potencial mátrico es considerable en tejidos con células no vacuoladas y prácticamente nulo en células vacuoladas; por ejemplo, en las plantas herbáceas el potencial mátrico es prácticamente despreciable y según los datos obtenidos de muchas muestras de tejidos se ha calculado que es alrededor de -0,01 MPa. De lo expuesto anteriormente puede concluirse que el potencial hídrico en las células vegetales está determinado, fundamentalmente, por el potencial de soluto y el potencial de presión, por lo que la ecuación y componentes que se presentaron en el Cuadro 2.1 puede resumirse en:

$$\Psi = \Psi s + \Psi p$$

El potencial osmótico puede hacerse más negativo por la absorción de solutos, nutrientes minerales esenciales y diferentes moléculas orgánicas que la raíz toma en distintas cantidades del suelo. También la degradación metabólica de macromoléculas en sus constituyentes simples y las estructuras carbonadas resultantes de varias rutas metabólicas de síntesis inciden en el valor del Ψs. A continuación, se brindan algunos ejemplos de sustancias simples derivadas por degradación de macromoléculas: almidón ⇒ disacáridos y monosacáridos, proteínas ⇒ aminoácidos, sacarosa ⇒ hexosas, rafinosa ⇒ hexosas, estaquiosa ⇒ hexosas, que actúan en la disminución del nivel de energía libre del agua en el sistema celular. También la conversión de las grasas en azúcares hace más negativo el potencial osmótico. El metabolismo celular y las relaciones de intercambio con el medio (absorción y desorción) influyen de manera decisiva en las magnitudes del Ψs.

Los cambios e interrelaciones entre el potencial de presión Ψp, el potencial de solutos Ψs y el potencial hídrico Ψ, a medida que se modifica el volumen celular, se presentan en la Tabla 2.7, lo cual es una representación del diagrama de Höfler, en el que se supone a la célula sumergida en agua pura y se asigna al volumen celular para el estado de plasmólisis incipiente valor de 1.

Tabla 2.7. Cambios que experimentan el Ψ, Ψs, Ψp y el volumen celular para diferentes niveles de hidratación

Grado de hidratación	Célula Plasmolizada	Célula plasmólisis incipiente	Célula en estado normal	Célula en estado de saturación plena
Potencial Hídrico Ψ	Ψ =Ψs mínimo	Ψ = Ψs mínimo	Ψ = valor Normal	Ψ = máximo cercano a cero
Potencial osmótico Ψs	Ψs = Ψ mínimo	Ψs = valor plasmólisis incipiente	Ψs = valor Normal	Ψs = máximo
Potencial de presión Ψp	Ψp = 0 Valor mínimo	Ψp = 0	Ψp = Valor Normal cercano al valor s	Ψp = Máximo igual al valor s
Volumen celular (Vcel)	(Vcel) < 1	(Vcel) < 1	(Vcel) = Normal (1)	(Vcel) Saturado (1)
Volumen Protoplasmático (Vpr)	(Vpr) < 1	Vpr < 1	Vpr = 1	Vpr Saturado (1)

Fuente: Slavik (1974)

Debe señalarse que lo reflejado en la Tabla 2.7 es una representación ideal y apropiada para una célula aislada, por lo que es relativa por cuanto en cualquier tejido las células difieren en tamaño, elasticidad de la pared celular y contenido de solutos a causa de su metabolismo e interacciones con su medio externo.

El potencial hídrico es diferente entre las especies, las variedades, los órganos de la planta y en las hojas en dependencia de su edad y posición; depende también del estadío de crecimiento en que se encuentre la planta. Bukin (1983) informa que el Ψ de las hojas inferiores del maíz alcanza valores de -1,3 a -1,4 MPa, mientras las superiores exhiben entre -2,1 y -2,3 MPa y que el estadio de la ontogénesis influye en la magnitud del potencial hídrico; así, el potencial

osmótico, componente principal del potencial hídrico, en las hojas del tabaco en la fase de 16 hojas alcanza de -0,7 a -1,0 MPa y durante la emisión de botones florales la magnitud del Ψs es de -1,4 MPa.

Los factores ambientales tienen una marcada influencia sobre el potencial hídrico, al igual que las actividades que realiza el hombre, especialmente el riego y la fertilización, por la marcada acción que tienen sobre la actividad bioquímica y fisiológica. El potencial hídrico en la planta y sus diferentes órganos muestra variación diaria y estacional debido a los cambios que experimentan los procesos fisiológicos y bioquímicos sujetos a la acción de los factores edafoclimáticos.

En la Tabla 2.8 que contiene datos de investigaciones realizadas en cítricos, se muestra la variación del Ψ por efecto de la especie, el portainjerto y la fase de crecimiento. En los árboles de cítricos se ha encontrado (Camacho et al., 1974; Albrigo, 1977; Syvertsen, 1981) que los patrones inciden marcadamente sobre la fisiología de las relaciones hídricas, a causa de sus diferencias en la densidad de raíces, profundidad y extensión del sistema radical, resistencia al flujo hidráulico en el interior del árbol, entre otras características. En árboles de naranja 'Valencia', Albrigo (1977) encontró que el potencial hídrico foliar fue significativamente mayor en los árboles injertados sobre limón 'Rugoso' que los enraizados sobre naranjo 'Agrio' y citrange Carrizo. En general, los árboles formados sobre patrones vigorosos muestran mayor potencial hídrico que los que crecen sobre patrones pequeños y enanos, y existen diferencias del potencial hídrico foliar entre las especies de árboles frutales, las que resultan a menudo difíciles de explicar. Diferencias genotípicas en la resistencia al flujo hidráulico han sido encontradas en los cítricos (Syvertsen, 1981).

Tabla 2.8. Valores medios del potencial hídrico en las primeras horas de la mañana en árboles cítricos sobre diferentes portainjertos

Portainjerto	Árbol de Toronjero					
	25 marzo	19 Abril	22 Abril	29 Abril	6 mayo	13 mayo
Citrange carryzo.	-0.110	-0.115	-0.125	-0.085	-0.085	-0.125
Citrus volkameriana.	-0.014	-0.118	-0.118	-0.082	-0.118	-0.123
Naranjo agrio.	-0,010	-0,114	-0,120	-0,010	-0,010	-0,114
	Árbol de Mandarino					
	21 Marzo	3 Abril	18 Abril	26 Abril	2 Mayo	17 Mayo
Citrange carryzo.	*-0,170*	-0,160	-0,170	-0,124	-0,12	-0,151
Citrus volkameriana.	*-0,125*	-0,138	-0,138	-0,138	-0,14	-0,126
Naranjo agrio.	*-0,146*	-0,143	-0,124	-0,138	-0,11	-0,120

Fuente: Torres *et al.* (2003)

La absorción hídrica y de nutrientes minerales, la transpiración, la fotosíntesis, la respiración, entre otros procesos fisiológicos, en interacción con el ambiente influyen sobre el potencial hídrico. Destacan la influencia muy directa de los procesos de transpiración -que reduce el contenido hídrico por la pérdida de agua en el tejido foliar- y de absorción hídrica en la raíz, que normalmente abastece de agua a la planta, pero que en condiciones de escasez hídrica o sequía reduce el abastecimiento de agua. En las condiciones naturales estos dos procesos son prácticamente los determinantes de la regulación del balance hídrico en la planta al limitar la magnitud del contenido de agua en sus tejidos y órganos y por ende el nivel de energía libre de esta en el tejido.

La absorción de agua por parte del sistema radical garantiza el contenido de agua en la planta, lo cual aumenta el potencial hídrico mientras que la transpiración hace decrecer su magnitud. La fotosíntesis, al ser la fuente productora de solutos orgánicos hará decrecer el potencial de solutos por lo que hará disminuir el potencial hídrico en las hojas, mientras que la circulación de las sustancias elaboradas desde las hojas contribuirá al aumento en ellas. Por otra parte la respiración, en dependencia del sustrato respiratorio utilizado contribuirá a aumentar o disminuir el potencial hídrico en los diferentes tejidos y órganos.

Asimismo, la absorción y redistribución de nutrientes minerales actuará decreciendo el potencial de soluto influyendo en el nivel de energía libre del agua. De manera independiente y aislada cada proceso bioquímico fisiológico hará decrecer o aumentar el potencial hídrico celular, pero integralmente los procesos bioquímicos y fisiológicos interactúan bajo la acción de los factores edafoclimáticos, logrando un equilibrio y un potencial hídrico normal para el funcionamiento vegetal. Al mismo tiempo el potencial hídrico tiene efecto sobre cada actividad fisiológica y sobre la fisiología total de la planta, expresión de la capacidad homeostática de la planta, tal como será analizado más adelante y que aparece sintetizado en el cuadro 2.1 que refleja el impacto de la disminución del Ψ entre 0 y -2.0 MPa sobre los procesos bioquímicos y fisiológicos de la planta, de acuerdo a los aportes realizados por diferentes autores.

2.5. Absorción de agua por la planta

La absorción de agua por la raíz es uno de los procesos que integra la fisiología de las relaciones hídricas. En condiciones naturales, prácticamente toda la absorción de agua por la planta tiene lugar a través de la raíz. La superficie principal de absorción está dada por las raíces no suberificadas, es decir, pelos absorbentes y raicillas finas que constituyen una superficie considerable con respecto al volumen de suelo que ocupa el sistema radical. Es oportuno señalar que muchos autores consideran que toda la raíz participa en la absorción del agua, tanto las raíces suberificadas, como aquellas partes muertas que quedan formando parte del sistema radical por algún tiempo.

Los estudios de absorción al nivel de raíz con el uso de micropotómetros y rizotrones han

permitido establecer las diferencias en la absorción de agua en las distintas zonas de la raíz; se ha encontrado en la mayoría de los casos que la máxima absorción hídrica ocurre en la región comprendida entre la zona de alargamiento celular y la zona en que se inicia la suberificación, que se encuentra entre 1 y 10 cm del ápice.

Aunque la raíz es el órgano especializado en la absorción del agua, en ciertas condiciones alguna cantidad de agua es absorbida por las flores, hojas, frutos y ramitas en la mayoría de las plantas. Las hojas, sobre todo, pueden absorber agua, no obstante su epidermis cutinizada. Los experimentos han revelado que una cutícula seca es casi impermeable al agua, pero al humedecerse se hincha y tiene permeabilidad al agua, afirmándose por diferentes autores que uno de los papeles que juega el rocío es que al ser tomado por la planta se incorpora a su ciclo dinámico. Debe señalarse que la absorción hídrica por las partes aéreas no desempeña un papel importante en los requerimientos hídricos de la planta.

La toma de agua desde el suelo por la raíz, su movimiento y distribución en el interior del cuerpo de la planta son de crucial importancia para muchos procesos en las plantas superiores. La absorción de agua se conceptúa como la penetración pasiva desde la disolución de suelo debido a la existencia de un gradiente de potencial hídrico entre este y las células de las raíces. Así la existencia en las células de un potencial hídrico mucho menor (-1,0 MPa) que el del suelo (-0.5 MPa) explica el fenómeno del movimiento del agua hacia las raíces. Es decir, el agua se mueve desde el suelo donde tiene mayor energía libre hacia el interior radical donde tiene mucha menor energía. Por ello el fenómeno de absorción de agua es un fenómeno másico principalmente de naturaleza pasiva. Sin embargo debe destacarse (Chaumont y Tyerman, 2014) que el potencial osmótico o de soluto (Ψs), como uno de los componentes del potencial hídrico, puede solo generar el flujo hídrico a través de la membrana semipermeable, mientras el potencial de presión (Ψp) puede generar flujos de agua a través de los conductos y de la membrana semipermeable.

2.5.1. Presión radical (PR)

Los fisiólogos consideran también que aunque el agua es absorbida fundamentalmente de forma pasiva, la raíz posee un medio puramente fisiológico para forzar hacia las hojas el agua a través de los vasos del tejido xilemático. Este fenómeno se denomina presión radical y se considera que su magnitud oscila entre 0,1 y 0,5 MPa. En la mayoría de las especies los valores de la PR no exceden de 0,1 MPa, aunque pueden encontrarse valores extremos de 0,6 MPa en plantas vigorosas de tomate; razón por la que puede exudar durante una noche más de 500 ml de fluido xilemático.

La presión radical se pone de manifiesto cuando ocurre la gutación o cuando se provoca la lacrimación. El primero de estos procesos es la expulsión de agua líquida por los hidátodos localizados en la zona apical de las hojas cuando existe alta humedad relativa y elevado contenido de agua en el suelo, mientras que la lacrimación es la secreción de exudado cuando las plantas son decapitadas al nivel del suelo.
Existe consenso en que la PR se origina como consecuencia de un decrecimiento en el valor del potencial de soluto del xilema radical, debido al transporte activo de iones inorgánicos y metabolitos hacia los vasos y traqueidas del xilema desde el parénquima xilemático circundante. Por consiguiente se genera un gradiente de potencial hídrico que origina movimiento de agua a través de la raíz. En esencia este órgano se comporta como un osmómetro, entrando agua en los vasos xilemáticos y creando una presión hidrostática que los fisiólogos denominan presión radical, que impulsa la solución hacia el tallo por el lumen de los vasos.

La PR no se ha demostrado en todas las especies de plantas; al menos no se ha comprobado su existencia en las gimnospermas. La PR tiene periodicidad diaria, siendo máxima durante el día y mínima durante la noche; además suele tener ritmo estacional, siendo máxima durante la primavera y mínima o no detectable en el verano, cuando ocurre la mayor transpiración (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2001). La importancia de la presión radical podría resumirse en que:

- contribuye a la absorción de agua y de nutrientes minerales
- contribuye significativamente a la nutrición mineral (Guardiola y García, 1991)
- restablece la continuidad de las columnas de agua en el xilema en caso de cavitación

(Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2001).

2.5.2. Las acuaporinas

Desde hace mucho tiempo algunos fisiólogos han supuesto la existencia de una absorción activa de agua (con la participación de la energía metabólica), hecho relacionado a que la raíz es un órgano de elevada y sistemática actividad bioquímica y fisiológica; por ejemplo, la absorción iónica e hídrica se realizan simultáneamente y la primera se realiza principalmente con gasto de energía metabólica. Bukin (1983) señaló que entre la respiración y la entrada del agua a la planta se observa una correlación positiva, pero que la influencia de los procesos del

metabolismo en la absorción hídrica vegetal está muy poco estudiada; evidencias posteriores demuestran que existe flujo hídrico a través de proteínas transmembranales (integradas a membrana) que forman canales selectivos específicos a través de las membranas, denominados acuaporinas por Taíz y Zeiger (2006) y que facilitan el movimiento del agua a través de ellas (Weig et al., 1997; Schäffner, 1998). Maurel et al. (2002) señalaron que la habilidad de las acuaporinas para transportar agua puede ser regulada por fosforilación, es decir, se gasta energía metabólica para que el agua pase a través de las membranas celulares.

Si bien la primera acuaporina como canal hídrico activo en plantas fue demostrada por Maurel et al. (1993), en los últimos años los hallazgos de la biología molecular sobre las acuaporinas son amplios. Sin pretender abordarlos en detalle se presentan los más sobresalientes, que permiten poner de relieve sus roles en la absorción y transporte del agua. Las acuaporinas son pequeñas proteínas de membranas (21 a 34 KD) constituidas de seis membranas helicoidales conectadas entre sí que forman un poro con alta especificidad que actúa como filtro entre dos regiones (Figura 2.3).

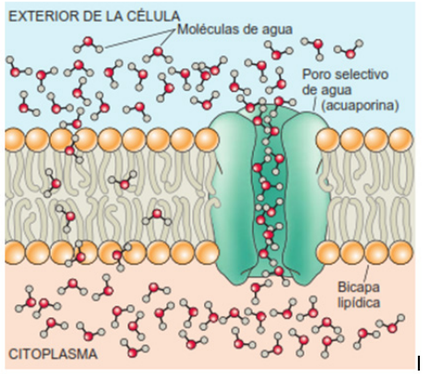


Figura 2.3. Representación de acuaporina al nivel de la membrana plasmalema.
Fuente: Taíz y Zeiger (2006).

En las plantas superiores las acuaporinas constituyen una gran y diversa familia de proteínas, que incluye 30 o más de 70 homólogos que se han encontrado en diversas especies de monocotiledóneas y dicotiledóneas (Chaumont y Tyerman, 2014). Li et al. (2014) agregan que en las plantas, las acuaporinas se presentan como múltiples isoformas que reflejan una alta diversidad de localizaciones celulares y diversos sustratos fisiológicos, que además de agua pasan por ellas diferentes moléculas y que su funcionamiento está regulado por múltiples factores ambientales y hormonales.

Las acuaporinas pueden ser definidas como canales membranales que facilitan el transporte de agua y de pequeñas moléculas neutras a través de las membranas biológicas de la mayoría de los organismos vivos (Li et al., 2014). Están incluidas en otros procesos fisiológicos, según Gomes et al. (2009). Los resultados de las investigaciones (Gomes et al., 2009; Chaumont y Tyerman, 2014; Li et al., 2014) permiten establecer que las acuaporinas poseen las siguientes funciones y roles metabólicos y fisiológicos:

º Controlan el movimiento hídrico entre las células y órganos, es decir, desempeñan un papel clave en la regulación hidráulica
º Juegan un papel activo en la regulación del transporte de nutrientes en las raíces y hojas
º Contribuyen a varios procesos del crecimiento y el desarrollo de las plantas, como la germinación de semillas o la aparición de raíces laterales
º De particular relevancia para las plantas es el transporte a través de las acuaporinas de gases disueltos como el dióxido de carbono y de metaloides como los ácidos bórico y silícico
º En las plantas genéticamente alteradas, las acuaporinas están siendo evaluadas por su capacidad para mejorar la resistencia de las plantas al estrés.

2.5.3. El movimiento del agua en la raíz

El transporte hídrico a través de la raíz puede tener lugar por dos vías: el apoplasto y el simplasto.

El apoplasto constituye el sistema continuo de paredes celulares y espacios intercelulares del tejido raigal en el que el agua se mueve sin atravesar ninguna membrana. El apoplasto de la raíz representa, aproximadamente un 10 por 100 del volumen de las mismas y equivale al espacio libre del sistema radical. Una vez que el agua llega al apoplasto podría atravesar la pared celular y el plasmalema, para entrar luego al citoplasma (Figura 2.4).

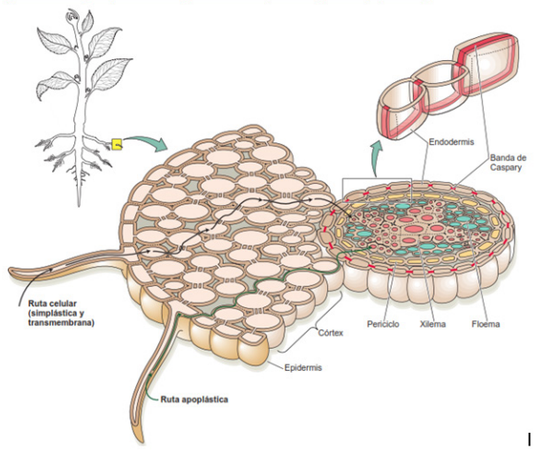


Figura 2.4. Representación del movimiento del agua en la raíz en las rutas simplástica y transmembranal y la apoplástica.
Fuente: Taíz y Zeiger (2006).

El simplasto, constituido por el continuo citoplasmático unido por los plasmodesmos, es la segunda vía posible para el movimiento de agua al nivel de raíz. También existe la posibilidad de que el agua después de llegar al citoplasma atraviese el tonoplasto, de tal manera que la vacuola pasaría a ser un integrante de las vías de transporte hídrico.

Hasta nuestros días, ni los resultados experimentales ni el empleo de modelos matemáticos han demostrado de manera inequívoca una vía única del flujo hídrico en las diferentes posibilidades del transporte del agua en la raíz. En años más recientes, la demostración de la existencia de las acuaporinas al nivel de membrana, explicada en el epígrafe anterior, se incorpora como mecanismo metabólico efectivo y eficiente al transporte hídrico en el simplasto, lo que unido al hecho de las diferencias de potencial hídrico sustenta la existencia del considerable flujo hídrico entre y a través de los diferentes compartimientos celulares hasta que los valores del potencial hídrico en las diferentes partes del sistema alcancen el equilibrio.

2.5.4. Factores que influyen en la absorción del agua

Múltiples factores inciden en el proceso de absorción de agua por parte de la planta. Entre ellos se citan los ligados a la propia planta, al suelo y a la atmósfera, y todos tienen influencia en la intensidad y magnitud con que la planta puede tomar el agua del suelo. La capacidad de absorción de agua varía con las especies, variedades, características y hábitos de crecimiento del sistema radical y su actividad metabólica, y es influida por factores edáficos y climáticos. La velocidad de absorción de agua es variable a través del día, como consecuencia de las variaciones diarias que sufre la transpiración, que es el proceso responsable en última instancia del gradiente de potenciales hídricos, la fuerza fundamental causante de la absorción. Por ello, los factores que actúan sobre el proceso de transpiración tienen una influencia indirecta sobre el fenómeno de absorción hídrica.

2.5.4.1. La raíz

Las raíces de las plantas poseen transcendentales funciones metabólicas y fisiológicas, entre ellas destacan:

- son los órganos de anclaje y sujeción de la planta al suelo
- realizan la absorción de agua
- realizan la absorción de nutrientes minerales y de diferentes sustancias orgánicas de baja masa molecular
- acumulan biomasa como órgano de reserva
- son órganos involucrados en la regulación fisiológica de la planta
- participan en la asimilación del nitrógeno absorbido como nitrato (reducción hasta amonio y su incorporación a aminoácidos)
- establecen relaciones múltiples con la fauna del suelo (micro, meso y macro) y con otras plantas.

La habilidad de las plantas para obtener el agua y los nutrientes minerales desde el suelo depende de su capacidad para desarrollar un extensivo sistema raigal. Las plantas producen grandes sistemas radicales. En muchas especies de plantas, la masa de raíces representa entre el 20 y el 50 % del peso seco total, pero en condiciones de poca disponibilidad de nutrientes y agua las plantas desarrollan profusos y profundos sistemas radicales, que pueden representar hasta el 90 % de su peso total (Salisbury y Ross, 1994).

Las raíces de las plantas exploran inmensas áreas superficiales y de volumen de los suelos en que crecen. Dittmer (1937) (citado por Miller, 1938), examinando el sistema raigal de una planta de centeno de invierno, después de 16 semanas de crecimiento, estimó que la planta tenía 13 x 10^6 raíces primarias y laterales cuya extensión era de más de 500 km de longitud y cubrían 200 m^2 de área superficial. Además calculó que la planta de centeno tenía 10^{10} pelos radicales, cubriendo otros 300 m^2 de área superficial.

En las plantas de cultivo anuales, las raíces usualmente crecen entre 0,1 y 2,0 m de profundidad y lateralmente se extienden a distancias de 0,3 a 1,0 m; y en los árboles (plantados a 5 m) se observa un mayor sistema radical que puede alcanzar longitud total de 12 a 18 Km (Taíz y Zeiger, 2006).

A manera de ejemplo de la profundidad que puede alcanzar la raíz en algunas plantas cultivadas y al mismo tiempo la influencia genotípica, en la Tabla 2.9 se aprecia la variación de la profundidad efectiva de las raíces para un amplio grupo de especies vegetales cultivadas en la región de Chile. Aunque la morfología y los hábitos de crecimiento y desarrollo de los sistemas radicales son controlados genéticamente -lo que explica las grandes diferencias de forma de los sistemas radicales entre las especies- también influyen sobre las dimensiones del sistema radical las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, así como los factores atmosféricos, especialmente la temperatura y la radiación solar.

Tabla 2.9. Profundidad efectiva de raíces en diferentes cultivos en la región de Chile

Tipo de Cultivo	Profundidad Efectiva de Raíces (cm)
Cítricos	120-150
Olivo	100-150
Vid	75-180
Otros frutales	100-200
Frutilla	20-30
Berenjena	75-120
Cebolla	30-75
Papa	30-75
Pimiento	40-100
Tomate	40-100
Poroto	50-90
Otras leguminosas	50-125
Maíz	75-160
Cereales	60-150
Alfalfa	90-180
Otros pastos	60-100

Fuente: Comisión Nacional de Riego (2001)

En la absorción hídrica influye el movimiento capilar del agua hacia las raíces y el crecimiento de estas hacia las partes más húmedas del suelo, lo cual permite el contacto raíz-agua para que se produzca la absorción. En general la elongación de las raíces hacia las zonas de altos potenciales hídricos es más importante que el movimiento capilar, el cual es pobre en los suelos arenosos, y siempre débil en las arcillas compactas. Sánchez y Aguirreolea (2001) informan que muchas plantas que tienen éxito en hábitats secos dependen del desarrollo de un sistema radical profundo y extenso que puede obtener agua de un volumen muy grande de suelo o de una capa freática profunda, y señalan que en el caso de algunas especies como las acacias, las raíces pueden penetrar hasta 30 m antes de ramificarse en un suelo húmedo. En los suelos, la disponibilidad de agua tiende a incrementar con la profundidad, y un sistema de raíz profundo sería ventajoso en condiciones de sequía (Ryser, 2006), por lo que una mayor capacidad para profundizar en el perfil del suelo puede proveer a un genotipo una mejor adaptación a condiciones de estrés hídrico. En síntesis el mantenimiento de la absorción hídrica está muy relacionado con la capacidad de crecimiento del sistema radical, el que define el volumen y la profundidad de suelo que pueden llegar a ocupar.

2.5.4.2. Factores edáficos

Sobre la absorción hídrica también ejercen marcada influencia los factores del suelo, señalándose entre otros la temperatura, el oxígeno, el CO^2, la concentración de sales, el contenido de humedad y de materia orgánica en el suelo, las propiedades físicas de este y la actividad biológica en la rizosfera.

La fertilidad orgánica de los suelos influye en la absorción hídrica. Los suelos ricos en materia orgánica mejoran la capacidad de retención de agua y las sustancias húmicas -componentes de la materia orgánica- disminuyen la densidad aparente del suelo, lo que permite una mejor penetración del sistema radical de las plantas. Estos son elementos que contribuyen a que los vegetales realicen con mayor facilidad la absorción del agua que necesitan.

Para analizar la condición de exceso de la concentración de sales, recuérdese que en el potencial hídrico del suelo uno de sus componentes es el de solutos. Por ello, si la concentración de solutos aumenta desproporcionadamente en el medio, disminuirá el potencial hídrico de este y por tanto decrecerá la energía libre del agua; la tendencia sería anular el gradiente de potenciales entre el suelo y la raíz y como resultado se dificultará la absorción de agua. Lo anterior es uno de los efectos negativos del creciente fenómeno de la salinización en las áreas cultivadas.

La influencia de la temperatura edáfica sobre la absorción del agua obedece a sus efectos sobre la actividad metabólica, el crecimiento del sistema raigal y la energía libre del agua en el suelo. En las células de las raíces, las temperaturas bajas reducen la actividad metabólica, el crecimiento y la permeabilidad celular y al mismo tiempo disminuye la energía cinética de las moléculas de agua, esta se hace más viscosa y difunde más lentamente, todo lo cual incide disminuyendo la capacidad de absorción radical. Por otra parte, los aumentos de temperatura hasta valores que no tengan efectos letales incrementan la absorción hídrica porque aumentan la actividad metabólica, el crecimiento, la permeabilidad celular, y la energía cinética molecular del agua que favorece el movimiento del agua en el suelo.

La composición y concentración de gases en el entorno raigal tiene una importante incidencia en la actividad bioquímica y fisiológica de las raíces. El O_2 juega un papel destacadísimo en el metabolismo respiratorio y de síntesis y en el crecimiento de las raíces, por lo cual la carencia de este elemento deprime la absorción hídrica. Por otra parte la acumulación de CO_2 hasta niveles tóxicos tiene un fuerte efecto inhibidor del proceso porque aumenta la viscosidad del protoplasma y reduce marcadamente la permeabilidad celular. Los efectos de la carencia de O_2 y la acumulación de CO_2 sobre la bioquímica y la fisiología del sistema radical indican cuán importante es evitar el anegamiento, la compactación y la formación de costras en la superficie, factores que impiden la renovación de la atmósfera gaseosa del suelo.

El contenido de humedad en el suelo juega una influencia decisiva en el proceso de absorción. Con el decrecimiento de la humedad del suelo disminuye marcadamente la energía libre del agua en este, por lo que se hace mucho más negativo el potencial hídrico y menos acentuado el gradiente de potenciales hídricos entre el suelo y la raíz; ello dificulta e incluso puede anular la penetración del agua al interior de las células. En el Cuadro 2.7 se han reformulado los elementos contenidos en el Cuadro 2.2, asignando valores a los potenciales al nivel de suelo y raíz; evidenciándose que para que ocurra la absorción de agua debe cumplirse que el potencial de agua en el suelo sea mayor que en la raíz.

F_{H2O} = Ψ (suelo/-0.7 MPa/) - Ψ (raíz /-1.0 MPa/) / R

(Ψp + Ψm) suelo > (Ψp + Ψm) raiz

Movimiento del flujo de H_2O

Potenciales (Ψp + Ψm) en el suelo mayor que potenciales (Ψp + Ψm) en la raíz que direcciona el flujo de H_2O

Cuadro 2.7. Reformulación del **Cuadro 2.2.** asignando valores a los potenciales hídricos del suelo y la raíz

En la Figura 2.5 se relaciona el curso diario para el potencial hídrico en el suelo, la raíz y la hoja con el decrecimiento del contenido hídrico hasta el coeficiente de marchitez (1.5 MPa).

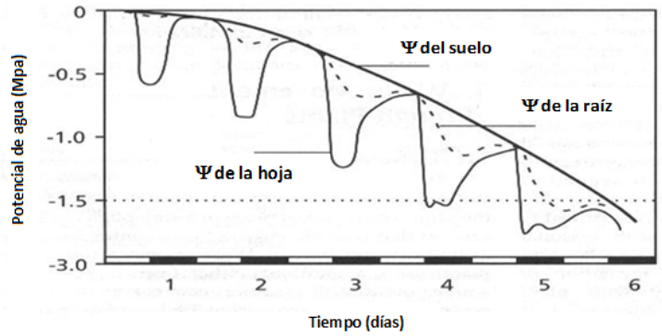


Figura 2.5. Representación de la variación diaria del ψ en el suelo, la raíz y la hoja a través de los días.
Fuente: Azcón-Bieto y Talón (2008).

Al disminuir la cantidad de agua en el suelo, los potenciales mátrico y de presión en este se harán menores y el agua tendrá menor energía libre, al ser más firmemente retenida por las partículas de suelo. Si el desecamiento del suelo es progresivo y no se riega ni llueve, los potenciales hídricos de la raíz y el suelo pueden equilibrarse y detenerse la absorción; incluso, el Ψ del suelo puede llegar a ser más negativo y como consecuencia se produce salida del agua desde la planta, lo cual puede acarrear la deshidratación y subsiguiente muerte de la planta. Esto sucede con más frecuencia en los estadios juveniles o cuando se propagan las plantas por la vía agámica.

Por otra parte el exceso de humedad también resulta muy negativo para las plantas, al disminuir la aireación de las raíces, su actividad respiratoria y finalmente la absorción hídrica, debido a la acumulación de gases, especialmente del dióxido de carbono, o la carencia de oxígeno.

La microflora del suelo es uno de los factores que incide en la fertilidad de los suelos, por lo que influye en la nutrición mineral de las plantas. Los microorganismos presentes en la zona de los sistemas radicales (rizosfera) de las plantas superiores, en asociación con las raíces (simbiosis) o indirectamente mediante su actividad biológica, realizan una contribución importante a la absorción de agua y solutos (orgánicos e inorgánicos) por parte de la planta y a la disponibilidad de los nutrientes minerales para ellas. Entre los microorganismos beneficiosos destacan diferentes hongos, bacterias y algas.

Los hongos y las bacterias pueden establecer fenómenos de simbiosis con las raíces de las plantas, denominándose la primera micorriza y la segunda bacteriorriza. Una micorriza es una asociación simbiótica entre hongos no patógenos o poco patógenos y células vivas de las raíces, en la que los primeros reciben compuestos orgánicos de las células vegetales y mejoran la absorción de agua y de nutrientes minerales por las segundas. Las bacterias promotoras del crecimiento de las plantas o rizobacterias (Plant Growth Promotion Rhizobacteria o PGPRs, por sus siglas en inglés), son aquellas que aparecen libres en el suelo, capaces de adaptarse, colonizar y persistir en la rizosfera de la planta favoreciendo el crecimiento o desarrollo de esta con su actividad. Por eso resulta importante reseñar que el grupo de PGPRs sólo lo conforman aquellas útiles para el crecimiento de la planta, que al estimular el crecimiento de las raíces contribuyen al mejoramiento de la capacidad de absorción de agua por parte del sistema radical.

Entre los macroorganismos debe citarse a las lombrices, que tienen múltiples efectos sobre las propiedades físicas y químicas de los suelos, por consiguiente inciden en la nutrición raigal de las plantas e indirectamente en el proceso de absorción de agua.

La humedad, fertilidad, aireación y la actividad biológica de los suelos son factores con vínculos muy estrechos y manejados por el hombre a través del riego, el drenaje, la fertilización mineral, orgánica y biológica y el laboreo del suelo en función de incrementar la calidad y cantidad de los rendimientos de las plantas cultivadas. Por estas razones el conocimiento de la teoría de la Fisiología de la absorción hídrica es de gran importancia e interés en la práctica agrícola.

2.6. El aparato estomático

El aparato estomático está constituido por el estoma, las células guardas y las células accesorias o subsidiarias (Figura 2.6). El estoma es la apertura o poro que se encuentra entre las células guardas y a través del cual ocurre el paso de la mayoría del vapor de agua y otros gases (CO_2, O_2). Aunque técnicamente el término estoma se refiere solo a la abertura, a menudo este término es aplicado a todo el aparato estomatal.

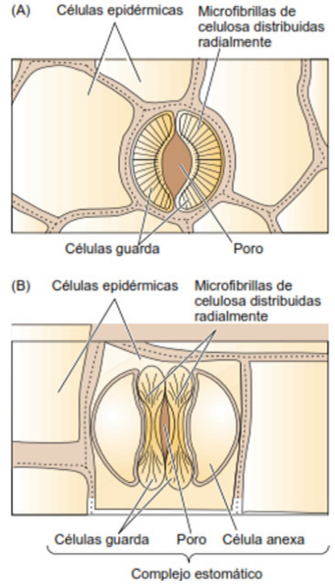


Figura 2.6. Complejo estomático para plantas dicotiledóneas (A) y monocotiledóneas (B).
Fuente: Taíz y Zeiger (2006).

Los estomas, al regular trayectorias paralelas de difusión de agua y dióxido de carbono entre las hojas y la atmósfera, asumen un rol gobernante sobre los procesos de transpiración y la fotosíntesis (Scott et al., 2014). Esto implica que al controlar la absorción de CO_2 por la fotosíntesis y la expulsión de vapor de agua por transpiración determinan la productividad de la planta y la eficiencia del uso de agua (Lawson y Blatt, 2014). De ahí la importancia agrícola y la atención que ha recibido el funcionamiento de los estomas por parte de la investigación desde hace casi un siglo.

Los estomas pueden presentarse sólo en el envés de la hoja; pero a menudo se localizan en el haz y el envés. La cantidad de estomas varía entre 15 y más de 500 por mm^2, siendo los valores más frecuentes entre 100 y 300.

Cuando los estomas están completamente abiertos, sus dimensiones oscilan entre 3 y 15 µm de diámetro y 10 a 30 µm de longitud. La superficie total de las aperturas estomáticas no cubre más del 3 % de la superficie foliar, y aún llega a ser notablemente menor al 1-2 % (Guardiola y García, 1991).

Según Willmer y Fricker (1996) aunque el área acumulada de poros estomáticos sólo representa una pequeña fracción de la superficie de la hoja -típicamente menos de 3 %- aproximadamente el 98 % de todo el CO_2 absorbido y agua perdida pasa a través de estos poros. Cuando la superficie estomática está totalmente abierta, representa una tasa de evaporación equivalente a la mitad de la de una superficie húmeda de la misma zona.

Tanto el número de estomas como sus dimensiones pueden variar en función de la posición foliar y condiciones de crecimiento, e incluso dentro de una misma especie puede existir una fuerte influencia genética determinando variación entre diferentes cultivos o ecotipos. Para plantas de la misma especie, son más abundantes y de menor tamaño en las hojas expuestas al sol que en las desarrolladas a la sombra. Aunque son más frecuentes en hojas, también se presentan en otros tejidos verdes tales como tallos, frutos y partes de inflorescencias.

En las plantas dicotiledóneas los estomas consisten en dos células guardas arriñonadas, pero las células guardas de las hierbas son algo más alargadas en forma de auricular de teléfono (ver Figura 2.6). Las células guardas tienen cloroplastos, y en algunas especies el contenido citoplasmático de las mismas está conectado con el de las células accesorias o subsidiarias; también esta comunicación puede existir con células del mesófilo (parénquima esponjoso y parénquima empalizada). El microscopio ha revelado un rasgo esencial en la anatomía de las paredes celulares de las células guardas, consistente en que las microfibrillas de celulosa o micelas de la pared están ordenadas alrededor de la circunferencia de las células guardas ligeramente elongadas. Esta disposición microfibrilar es llamada micelación radial y como resultado de esta estructuración micelar, la célula guarda al tomar agua no puede expandirse mucho longitudinalmente y se curva durante la apertura del estoma debido a que cada célula guarda al final está unida a la otra. Desde 1856 se ha observado en células guardas de muchas especies que la pared celular a lo largo de la parte cóncava es ligeramente más gruesa, afirmándose por muchos autores que el mayor grosor por sí mismo es responsable de la apertura ostiolar cuando las células guardas toman agua. Es de significar que en la actualidad se concede mayor importancia a la micelación radial de la pared celular en la apertura estomatal. Lo cierto es que las formas de las células guardas, sus conexiones mediante plasmodesmos con las células accesorias y mesofílicas, los cloroplastos presentes en las células guardas, la micelación radial y el grosor diferenciado de sus paredes celulares, constituye un conjunto de características anatomorfológicas que mucho tiene que ver con el funcionamiento de los estomas.

2.6.1. Los movimientos estomáticos y el rol de las membranas de las células guardas

Los mecanismos de apertura y cierre de los estomas han constituido un problema clásico de la Fisiología Vegetal y han sido investigados y muy discutidos durante décadas; aunque es bastante bien conocido el funcionamiento del aparato estomatal, en la actualidad se investiga intensamente desde la biología molecular y la ingeniería genética con el objetivo de mejorar la eficiencia en el uso del agua.

El estoma se abre después que las células guardas toman agua y alcanzan el estado de turgencia plena. Entre los fisiólogos existe consenso de que ello es debido a que el potencial osmótico (Ψs) de las células guardas se hace más negativo (menor Ψ) que las células vecinas, por lo que el agua se moverá desde estas últimas hacia las primeras, resultando en ellas el estado de turgencia y por consecuencia se abre el poro u ostiolo estomático.

Sánchez-Díaz y Aguirreolea (2001) escriben que "*... los movimientos estomáticos dependen de cambios en la presión de turgencia, tanto de las células oclusivas como de las células epidérmicas adyacentes. Al conjunto de células oclusivas y acompañantes se le denomina aparato estomático. Los cambios de turgencia pueden resultar bien de una modificación en el potencial hídrico (Ψ) de las células oclusivas (mecanismo hidropasivo), o bien de cambios activos en el potencial osmótico (Ψ) (mecanismo hidroactivo). Ambos mecanismos conllevan movimiento del agua hacia adentro y hacia fuera de las células oclusivas*."

A juicio de Taíz y Zeiger (2006) las células guardas funcionan como válvulas hidráulicas multisensoriales, en las que factores ambientales como la intensidad y calidad de la luz, la temperatura, la humedad relativa y la concentración intracelular de CO_2 son detectadas por las células guardas y estas señales son integradas en respuestas estomatales bien definidas. Es de observar que en la ocurrencia del cambio de turgencia generada por los mecanismos hidropasivo e hidroactivo, actúan e interactúan los factores ambientales (la luz, el déficit de presión de vapor atmosférico, la temperatura, la humedad relativa, el viento y otros) y en el espacio del aparato estomatal el CO_2, el pH, el ión K^+, el anión Cl^-, y el ácido abscísico (ABA), como las causas principales, consignándose el rol dominante a la membrana de las células estomáticas en el funcionamiento de los estomas (apertura y cierre del poro) que está mediado por cambios rápidos en el estado de polarización de las membranas (Hedrich, 2012; Hills et al., 2012; Scott et al., 2014). En la Figura 2.7 se resumen el movimiento de iones y el metabolismo de las células oclusivas durante la apertura y cierre estomático dependiente de K.

Así, Wang et al. (2014) precisan que los estomas se abren y cierran en respuesta a señales exógenas y endógenas y de tal modo controlan el intercambio de gases; lo más importante es el vapor de agua y el CO_2 entre el interior de la hoja y la atmósfera. Según Lawson y Blatt (2014) las células guardas de los estomas incrementan o decrecen en volumen en respuesta a estímulos externos e internos, y los cambios resultantes en la forma de las células guardas ajustan la apertura de los estomas, afectando el flujo de gases entre el ambiente interno de la hoja y la atmósfera. El comportamiento de los estomas, por lo tanto, controla el volumen de CO_2 que entra en los espacios de aire intercelulares de la hoja para la fotosíntesis y también juega un papel clave en la reducción de la cantidad de agua perdida. La transpiración, en virtud de las diferencias de concentración, es en orden de magnitud mayor que la absorción de CO_2, lo cual es una consecuencia inevitable de la difusión libre a través de esta vía (Lawson y Blatt, 2014).

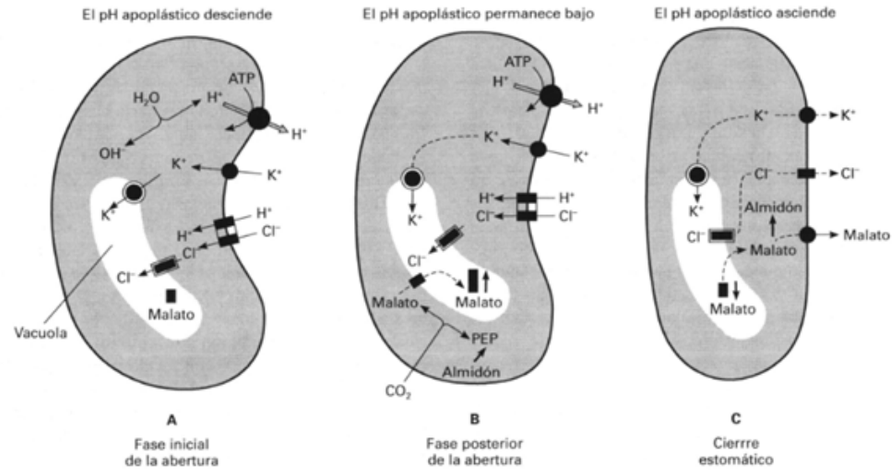


Figura 2.7. Resumen del movimiento de iones y el metabolismo de las células oclusivas durante la apertura (A, B) y cierre (C) estomático dependiente de K. Las flechas con trazo discontinuo indican transporte activo secundario hacia el interior y difusión pasiva hacia el exterior; las flechas anchas indican bombeo protónico primario dependiente de ATP. Los niveles de malato están indicados por la altura de las barras, siendo el malato sintetizado por fijación del CO_2 mediante PEP-carboxilasa. Fuente: Ridge (2002) (citado por Azcón-Bieto y Talón, 2008).

No obstante este punto de vista sobre el dominio membranal en la función del estoma, los estudios del comportamiento estomatal para predecir la transpiración y la fotosíntesis normalmente se han fundamentado en el marco de la hidráulica construida alrededor del impacto directo de la hidratación de la epidermis de la hoja y la turgencia de las células guardas (Buckley, 2005; Damour et al., 2010). Los avances recientes en la modelación del balance iónico en las células guardas (Chen et al., 2012; Hills et al., 2012) han permitido predecir el rendimiento de la apertura de los estomas mediante un modelo estomatal a escala pequeña, que ha posibilitado estimar la conductancia de los estomas desde la perspectiva del movimiento iónico; sin embargo (Scott et al., 2014) los efectos de los factores claves como la luz, el dióxido de carbono y el ácido abscísico en la polarización de las membranas se han estudiado en detalle.

Entre los obstáculos que impiden la formulación de un modelo de la transpiración a gran escala basado en el transporte de iones de membrana está el hecho de que gran parte de la caracterización de los procesos de vigilancia de la membrana de la célula guarda se ha limitado a un reducido grupo de pequeñas especies de las angiospermas herbáceas. Aunque especies como Arabidopsis (*Arabidopsis thaliana*) proporcionan el sistema molecular ideal para identificar vías de transducción de señales en las células, la mayoría de estas especies modelo son de poca relevancia agrícola y son herbáceas, comparadas con las especies de árboles que dominan el intercambio de gases en la Tierra (Scott et al., 2014).

Estudios recientes sugieren que existen diferencias importantes en los mecanismos de transporte de iones entre las plantas vasculares. No obstante la presencia de posibles vías de señalización en las células guardas en todo el reino vegetal (Dreyer et al., 2012; Brodribb y McAdam, 2013; Chater et al., 2013), no hay evidencia de un cambio sistemático en el comportamiento de los estomas entre las plantas vasculares (Shimazaki et al., 2007; Brodribb y McAdam, 2011; Brodribb y McAdam, 2013). En particular, la tendencia crítica de cierre de los estomas durante el déficit hídrico de las hojas parece haber evolucionado a partir de un proceso pasivo mediado directamente por el potencial de agua (hidráulica pasiva) a un proceso activo controlado por la extrusión de aniones desde las células guardas o cierre activo (Brodribb y McAdam, 2011).

Los estomas de helechos y Lycophytes responden predeciblemente al déficit de agua como válvulas hidráulicas pasivas, cerrándose rápidamente en deshidratación y abriéndose por la rehidratación (Brodribb y McAdam, 2011; 2013).

En las plantas de semilla, el cierre de los estomas en respuesta al déficit hídrico está mediado por el aumento en los niveles de ácido abscísico (ABA), lo que conduce a una despolarización de las membranas celulares guardas desencadenantes del flujo de salida de iones osmóticos y una pérdida de turgencia en las células guardas (Geiger et al., 2009, 2011; Bauer et al., 2013). El ABA es una hormona vegetal inhibitoria del crecimiento y constituye una de las señales que provoca el cierre estomático en caso de déficit hídrico. Cuando se produce marchitez en las hojas, lo que representa un estado de turgencia cero, se desencadena la síntesis del ABA en los cloroplastos; en un primer momento no hay efecto sobre los estomas, pero al producirse varios ciclos de marchitamiento y recuperación, los niveles de ABA aumentan y al final una caída de la turgencia foliar provoca la liberación del ABA acumulado en el apoplasto de las paredes celulares; su transporte hacia las células oclusivas, aún en cantidades mínimas, afecta el transporte iónico al nivel membranal y provoca el cierre estomático (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2001). En general las plantas superiores frente al estrés hídrico incrementan el contenido de ABA, lo que actúa como mecanismo protector al reducir la transpiración e inducir la síntesis de proteínas que favorecen la resistencia a la desecación. Su síntesis también puede tener lugar en las células guardas, en las raíces y transportarse por la corriente hacia las hojas; su contenido puede elevarse hasta 20 veces como consecuencia de un estrés hídrico.

Las coníferas, especies que contribuyen significativamente a la transpiración global y la productividad, también parecen tener un sistema estomático de control que es algo diferente al modelo de las hierbas angiospermas. Estas distinciones incluyen insensibilidad a la elevada concentración de CO_2, la ventaja de no poseer epidermis mecánica -dando como resultado ningún efecto Ivanov (aumento de transpiración de una hoja después de la escisión o la exposición a baja humedad)- probablemente debido a las paredes dorsales fuertemente lignificadas (las paredes más cercanas a las células de la epidermis), y una relación muy alta entre la longitud y la anchura de los poros o estomas abiertos. Por otra parte, investigaciones recientes sugieren que diferentes especies de coníferas dependen más o menos del ABA como un agente de cierre de los estomas durante largos períodos de estrés hídrico (Brodribb y McAdam, 2013, Scott et al., 2014).

2.6.2. Transporte de sustancias osmóticas activas a través de las membranas

Entre 1965 y 1970 se experimentó un avance notable en el conocimiento de la fisiología del funcionamiento del aparato estomatal. Aun cuando los descubrimientos iniciales de la teoría del ion potasio como agente casual del decrecimiento del potencial osmótico -y por ende de la apertura estomatal- se realizó iniciada la década del 50 del siglo XX, muy pocos fisiólogos prestaron atención a los descubrimientos de los científicos japoneses (Imamura, 1943; Fujino, 1959, citado por Albrigo, 1977) y no fue hasta 1968 que la Fisiología Vegetal reconoció que el ion potasio se movía hacia las células guardas antes de la apertura estomatal y disminuía marcadamente su concentración cuando el estoma se cerraba.

La concentración de potasio encontrada en el jugo vacuolar de las células guardas cuando el estoma está abierto es 0,5 M, lo cual es suficiente para hacer decrecer el potencial osmótico en -2,0 MPa. Esta observación ha sido demostrada al menos en 50 especies del reino vegetal (coníferas, monocotiledóneas y dicotiledóneas). Suficientes son los datos que muestran el movimiento del ion K^+ hacia el interior y el exterior de las células oclusivas, el cual se produce en compañía del ion Cl^- u otro (Salisbury y Ross, 1994; Azcón-Bieto y Talón, 2008).

Hoy se acepta que a la entrada de iones K^+ al interior celular corresponde la salida de un

número equivalente de iones H^+, lo que confirma que el pH se incrementa en las células guardas a causa de la producción de este. Todo indica que se sintetizan ácidos orgánicos, probablemente el ácido málico, el cual libera iones H^+ y queda en forma de malato, lo cual provoca la penetración de iones K^+ para equilibrar las cargas negativas y por ello el potencial de soluto se hace negativo. La Figura No 2.8 muestra que en las primeras horas de la mañana la abertura del estoma está correlacionada con el incremento del ión K y con la concentración de sacarosa, est última continua en aumento hasta que el estoma alcanza su máxima apertura en horas del mediodía.

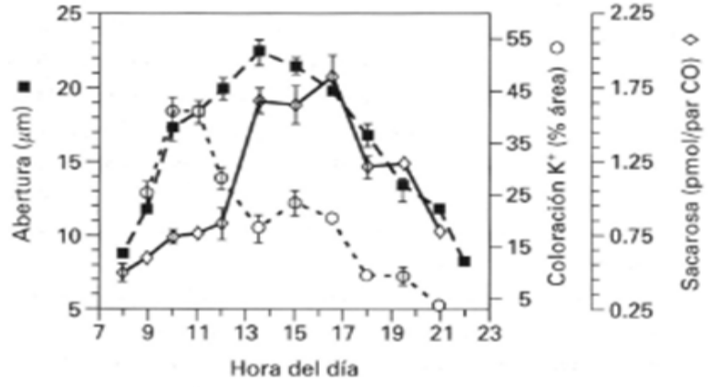


Figura 2.8. Comportamiento diario de los cambios en la abertura estomática y en el contenido en potasio (K) y sacarosa de células oclusivas (CO) pertenecientes a hojas intactas de *Vicia faba.* El K^+ se determinó histoquímicamente y la sacarosa por HPLC. Fuente: Azcón-Bieto y Talón (2008).

De acuerdo con Scott et al. (2014) existe abundante información que demuestra que los movimientos de los estomas de las plantas de semilla, incluyendo las plantas de cultivo, se derivan del transporte, la acumulación y liberación de solutos osmóticamente activos. Obsérvese en la Figura 2.8 la relación existente entre la concentración de potasio y sacarosa y la apertura estomática. Un gran cuerpo de evidencia experimental apoya el papel colectivo del transporte de iones a través de la membrana plasmática y el tonoplasto de las células guardas durante la ocurrencia de la apertura y cierre de los estomas. Las especies inorgánicas primarias transportadas son K+ y Cl-, junto al anión orgánico malato, comprenden la masa de soluto que impulsa el flujo de agua y la turgencia de las células guardas. Debido a que las células guardas maduras carecen de plasmodesmos funcionales, estos solutos deben ser transportados a través de la membrana plasmática. Gran parte de estos solutos también deben ser transportados a través del tonoplasto. Las vacuolas de las células guardas, como las de la mayoría de las células de las plantas maduras, constituyen la mayor parte del volumen celular y por lo tanto juegan un papel muy importante como "depósito" de solutos osmóticamente activos. La síntesis del malato ocurre en el citosol de la célula guarda, y su presencia hace una contribución sustancial al contenido osmótico, mientras que la pérdida del anión malato durante el cierre de los estomas se produce en gran medida como flujo a través de la membrana plasmática. Por esta razón, las cuestiones del alcance y la velocidad de las respuestas de los estomas a las señales ambientales están íntimamente conectadas con las características de las células guardas, siendo los más importantes, en primer lugar, la capacidad de transporte de solutos, su intercambio con el entorno y su relación con el volumen de las células guardas, y en segundo término la velocidad con la que el transporte responde a señales ambientales que determinan los movimientos de los estomas (Scott et al., 2014).

El transporte de iones a través de las membranas plasmática y tonoplástica de las células guardas está asociado a la activación de una ATP-hidrolasa protónica (H^+ ATPasa), al gradiente electrónico, al gradiente de pH, al modelo quimiosmótico, a los canales iónicos de las membranas y también al consumo de energía, como se vio en la Figura 2.7.

A la ATP hidrolasa protónica (H+ ATPasa) le corresponde el bombeo activo de protones hacia el exterior, y constituye la fuerza motriz que conduce la absorción de K^+, catión dominante en el aumento masivo del contenido osmótico en el movimiento de apertura de los estomas, que ocurre de manera pasiva a través del canal membranal específico y constituye un fenómeno activo secundario (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

El gradiente de pH que se origina entre el interior y el exterior de las células guardas es la causa que explica la absorción de iones Cl^- cuando se produce la apertura del estoma para equilibrar el ingreso de iones K^+. Sin embargo, esta función raramente la cumple el Cl^-, sino que normalmente la realiza el anión orgánico malato derivado del ácido málico cuya síntesis acompaña a la apertura estomática a medida que aumenta el pH intracelular y se activa la enzima PEP-carboxilasa que fija CO_2 para formar ácido oxalacético, que a su vez se puede reducirse a ácido málico, el que también puede formarse a partir del almidón. El ácido málico se ioniza al pH dominante, generando no solo al anión malato que equilibra al K^+, sino también hidrógeno para la actividad de la H^+ ATPasa (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2001).

Finalmente, en cuanto al transporte iónico, es importante considerar la fuente energética que alimenta al funcionamiento de la H^+ ATPasa para la apertura de los estomas. Al respecto pueden mencionarse las siguientes fuentes de energía:

º Como bastante probable, la fosforilación y la reducción del $NADP^+$, consecuencia de la fotosíntesis realizada por los cloroplastos de las células guardas
º La fosforilación oxidativa en la respiración, la cual ocurre en condiciones de oscuridad y de luz
º La existencia de un fotosistema accionado por luz azul que podría funcionar independiente de la fotosíntesis en condiciones de bajos niveles de intensidad luminosa, tal como acurre a la sombra o al amanecer (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2001).

2.6.3. La luz y la concentración de CO_2 intracelular

Tanto la luz como la concentración de CO_2 en el ambiente y en el espacio intercelular estimulan la apertura estomática y viceversa, y según las evidencias experimentales la respuesta estomática al CO_2 no depende exclusivamente de la fotosíntesis. Ya se ha explicado que cuando ocurre la apertura del estoma se activa la enzima PEP-carboxilasa que fija CO2 para formar ácido oxalacético, que a su vez se puede reducir a ácido málico. Otra hipótesis se basa en que la influencia del CO_2 en presencia de luz afecta el grado de fosforilación y al suministro de $NADP^+$ para el bombeo de protones de H^+ por la ATP hidrolasa protónica; como se ha señalado anteriormente, la luz azul podría hacer funcionar un fotosistema en condiciones de bajo nivel de intensidad luminosa. Es interesante que en las coníferas el sistema estomático de control es insensible a la elevada concentración de CO_2.

En la mayoría de las especies de plantas los estomas se abren a la luz del sol y se cierran en la oscuridad, con la excepción de las plantas CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas, o crassulacean acid metabolism, por sus siglas en inglés) que abren sus estomas durante la noche y los mantienen cerrados en las horas diurnas.

La concentración de CO_2 en la cámara subestomática es uno de los factores que influye en la apertura y cierre de los poros estomáticos. Cuando en la cámara el contenido de CO_2 es elevado, el estoma está cerrado y cuando ocurre la disminución del contenido de CO_2 el estoma se abre. La absorción del CO_2 por las células del mesófilo parenquimatoso es la principal causa por la cual la mayoría de las plantas abren sus estomas en la luz. Un ejemplo de la sensibilidad del estoma a la concentración de CO_2, lo brindan los resultados de Heath y Russel (1954) que demostraron que en trigo los estomas se cierran cuando el contenido de CO_2 en la atmósfera se eleva desde 0,01 a 0,084 % aún bajo condiciones de luz.

Los estomas se abren y cierran en respuesta a señales exógenas y endógenas y de tal modo controlan el intercambio de gases; lo más importante es el vapor de agua y el CO_2, entre el interior de la hoja y la atmósfera (Wang et al., 2014). Entre los factores que provocan que el estoma abra se citan a la luz y la concentración del CO_2, mientras que el cierre es inducido en condiciones de poca luz u oscuridad, altos niveles de CO_2, y alto déficit de presión de difusión (Outlaw, 2003).

En general, con intensidades de luz entre 1/1000 a 1/30 de la luz solar plena los estomas se abren en un lapso de tiempo inferior a la hora. La intensidad y la calidad de la luz influyen en la apertura. La intensidad brillante causa una amplia apertura y la luz azul es mucho más efectiva para la apertura estomática que la luz roja (660 nm). En la Figura 2.9 se puede apreciar la estrecha relación que existe entre el grado de apertura estomática y la cantidad de radiación fotosintéticamente activa. En otros tiempos se pensaba que la luz -al hacer funcionar los cloroplastos de las células guardas, provocar la fotosíntesis y producir sustancias orgánicas- era la causa que originaba el incremento de la presión osmótica necesaria; sin embargo, luego se supo que la intensidad de la luz era muy débil y la producción de asimilatos insuficiente para disminuir el potencial osmótico. No obstante, hay contribución por parte de la fotosíntesis que realizan las células guardas en el incremento de solutos que provoca la disminución del potencial osmótico, y por otra parte es bastante probable que la fotofosforilación y la reducción del $NADP^+$ proporcionen energía para la apertura estomática. A la luz el pH en las células guardas se incrementa y se abre el estoma, mientras que en la oscuridad el pH disminuye y el estoma se cierra.

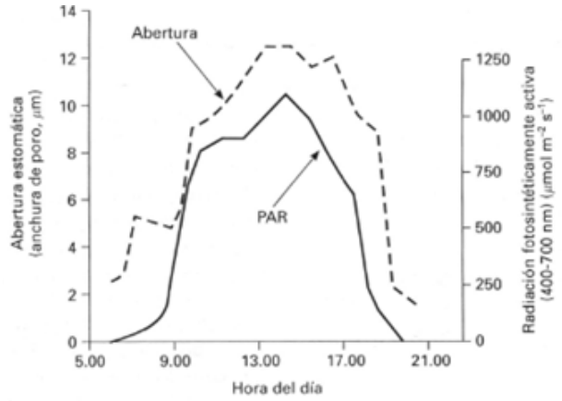


Figura 2.9. Cambios en la apertura estomática del envés de la hoja de Vicia faba y en la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (PAR) incidente a nivel de hoja. Fuente: Srivastava y Zeiger (1995) (citados por Azcón-Bieto y Talón, 2008).

El potencial hídrico en las hojas ejerce un fuerte control sobre el mecanismo de apertura y cierre del aparato estomatal. Cuando el potencial hídrico decrece (aumenta su valor absoluto con signo negativo, quiere decir que se incrementa el estrés hídrico) el estoma se cierra. Debe enfatizarse que este efecto puede predominar sobre las bajas concentraciones de CO_2 y la luz brillante.

En resumen, las respuestas de los estomas a la concentración de CO_2 y la irradiación están estrechamente relacionadas y se correlacionan con la demanda de CO_2 en el mesófilo.

2.6.4. Déficit de presión de vapor (DPV), temperatura, humedad relativa y viento

El DPV atmosférico es una variable climática que expresa la tensión de vapor de agua en la atmósfera y puede ser expresado también como el potencial hídrico de la atmósfera (Ψa). Sus valores tienen gran influencia de la temperatura, la humedad relativa y el viento, especialmente en los niveles de la capa limitante foliar y en la cavidad subestomática, donde si bien se expresan efectos individuales de cada uno de estos factores resulta difícil separar los efectos integrados.

En los datos de la Tabla 2.10 se evidencia que con el aumento de la temperatura de 10 a 30ºC a humedad relativa constante de 60 % se produce un incremento significativo para el indicador de concentración de vapor (gcm^{-3}) en el aire y en el tejido foliar, así como para el gradiente de concentración entre la atmósfera y el tejido foliar.

Ya se ha planteado en epígrafes anteriores que la apertura y cierre de los estomas es accionada por factores ambientales externos y señales internas, y que existe variación significativa en la sensibilidad y capacidad de respuesta entre las especies. Entre los factores ambientales que inluyen en la apertura se citan las altas temperaturas y los bajos DPV, y en el cierre los altos DPV y las bajas temperaturas. Se considera que las respuestas a corto plazo de los estomas a los cambios en el DPV (y en cierta medida a la temperatura) están relacionadas con el estado hídrico de la planta en lugar de la demanda de carbono fotosintético in situ, reiterando que la concentración de CO_2 se correlaciona con la demanda de dióxido de carbono en el mesófilo.

Tabla 2.10. Efecto de la temperatura en la concentración de vapor de agua en las hojas y atmósfera y gradiente de concentración de vapor desde de la hoja al aire para humedad relativa constante del 60%

Parámetro	Temperatura en ^{0}C		
	10	20	30
Concentración de vapor de agua en el tejido ($g\ cm^{-3}$)	9,41	17,31	30,40
Concentración de vapor de agua en el aire al 60 % de humedad relativa ($g\ cm^{-3}$)	5,65	10,39	18,24
Gradiente de concentración de vapor de agua ($g\ cm^{-3}$)	3,76	6,92	12,16

Fuente: Azcón-Bieto y Talón (2008)

La temperatura tiene influencia en los mecanismos de apertura y cierre del aparato estomatal; valores muy altos o muy bajos inducen el cierre de los estomas. Por ejemplo, las plantas de algodón cierran sus estomas a temperaturas inferiores a 0º C o superiores a 30º C aún bajo condiciones de buena iluminación (Wilson, 1948). Otro ejemplo, según Heath y Orchard (1957): en *Coffea arabica*, se considera la temperatura como factor de cierre estomático cuando alcanza valores altos, del orden de 35º C.

La acción de la temperatura sobre la apertura y el cierre estomático se debe a los efectos de este factor sobre la transpiración y la respiración. Al elevarse excesivamente la temperatura ambos procesos se incrementan: la respiración eleva la concentración de CO_2 en la cámara subestomática, mientras que la transpiración origina un alto déficit hídrico, y ambas condiciones provocan el cierre estomático (Figura 2.10). Debe anotarse que en unas especies la explicación del efecto inductor al cierre es a causa de la respiración (Salisbury y Ross, 1994) mientras en otras, como en *Coffea arabica* lo es la transpiración (Heath y Orchard, 1957).

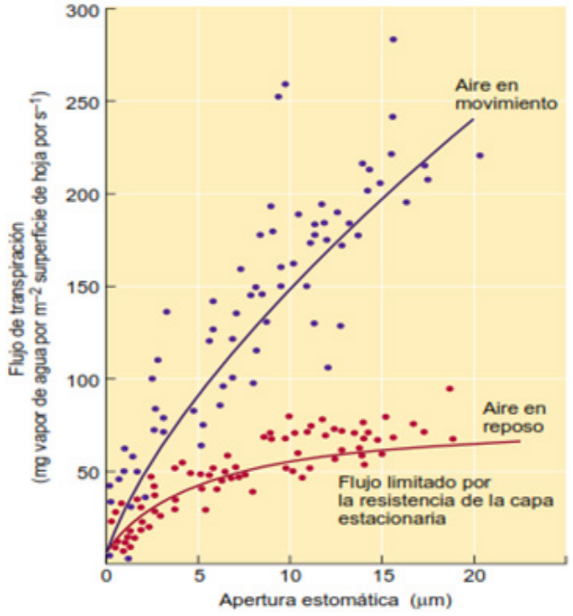


Figura 2.10. Relación entre el flujo de transpiración y la apertura estomática en condiciones de aire en reposo y aire en movimiento. Fuente: Taíz y Zeiger (2006).

Es común que en días calientes de verano, la curva normal de transpiración -que se identifica con una parábola con sus valores mayores a las 12.00 horas- cambie a un modelo de curva con dos picos máximos anterior y posterior, que reflejan un cierre estomático total o parcial a causa de un déficit hídrico generado por sequía edáfica, o cuando las tasas de pérdida de agua por transpiración superan el abastecimiento de agua que debe lograr el proceso de absorción radical. Normalmente esta situación está también relacionada con una baja humedad relativa, una alta temperatura y un alto déficit de presión de vapor, reducción de déficit de vapor en la cámara sub-estomática, y todo ello de manera integrada explica el cierre total o parcial de los estomas.

La velocidad del viento y la humedad en el microclima foliar son factores vinculados entre sí que actúan sobre la apertura y cierre del estoma y por supuesto sobre la intensidad de pérdida de agua en las plantas. En condiciones de humedad relativa muy alta, la saturación de la atmósfera que circunda al estoma se logrará con una pequeña pérdida de vapor de agua (tanto menor si el tiempo es de calma y no hay viento alguno); la permanencia de estas condiciones origina equilibrio de potencial de vapor de humedad entre la cámara subestomática y la atmósfera, cerrándose el estoma y haciéndose casi nulo el fenómeno de transpiración. El viento, por el contrario, favorece la apertura estomatal y el proceso de transpiración al barrer constantemente la superficie de la hoja, con lo que mantiene un déficit de presión de vapor con relación al interior foliar (Figura 2.10).

Yasutake et al. (2001) han demostrado en pepino un efecto de la capa límite sobre la apertura estomática. Estos autores evidenciaron que en condiciones de bajo DPV de la capa límite (alta humedad), el aumento de la conductancia (inversa de la resistencia) de la capa límite puede activar la respuesta de los estomas a la irradiación, produciendo una mayor apertura de éstos, lo que incrementa la tasa transmigratoria, particularmente en la superficie abaxial, poniéndose de manifiesto un comportamiento diferencial de ambas superficies foliares.

En 1970 Caldwell encontró una acción diferencial del viento sobre plántulas de *Rhododendron ferrugineum L.* y *Pinus cembra L.* expuestas a vientos de 15 ms-[1] durante 24 horas. La primera especie mostraba una disminución del poro estomático poco tiempo después de iniciarse la exposición al viento, afectando la fotosíntesis y transpiración; mientras que en *Pinus cembra*, la apertura estomática fue levemente afectada por el viento y la tasa fotosintética sufrió una importante reducción debida a cambios en la disposición de las agujas a la irradiación (Caldwell, 1970).

Davies et al. (1978) observaron en *Cytisus scoparius* que el aumento abrupto de la velocidad del viento producía un incremento de la conductancia estomática en las primeras cuatro horas posteriores a la exposición y una disminución en las siguientes ocho horas.

Recientemente, Alberto Golberg realizó una amplia revisión del viento en la vida de las plantas y concluyó que teniendo en cuenta que el viento afecta la temperatura foliar, la resistencia estomática y la tasa transpiratoria, puede inferirse que también influye en el potencial hídrico y el contenido de agua tanto en el xilema caulinar como en las hojas (Golberg, 2010).

En resumen, la apertura y el cierre de los estomas se accionan por factores ambientales externos

y señales internas, con importantes diferencias en la sensibilidad y capacidad de respuesta entre las diferentes especies, que responden a las múltiples señales de una manera integrada y a veces jerárquica. En condiciones naturales estos factores ejercen efectos compuestos y es complejo identificar los efectos individuales sobre el funcionamiento de los estomas. En general, los estomas se abren en respuesta a la luz (con la excepción de las especies CAM), a la baja concentración de CO_2, a las altas temperaturas y al bajo DPV, mientras que el cierre se debe a condiciones de poca luz u oscuridad, altos niveles de CO_2 y alto DPV. Las respuestas de los estomas a corto plazo a los cambios en el DPV (y en cierta medida a la temperatura) se consideran a menudo relacionadas con el estado hídrico de la planta en lugar de la demanda de carbono fotosintético in situ.

2.7. Transpiración

La transpiración es un proceso de naturaleza físico-fisiológica y consiste en la pérdida de agua en forma de vapor por los órganos aéreos, especialmente desde las hojas a través de los estomas y en menor cuantía de la epidermis foliar.

A través de los años los fisiólogos han reconocido que el vapor de agua escapa a la atmósfera principalmente por los estomas y a ésta se le denomina transpiración estomatal, mientras la que ocurre a través de la epidermis de las hojas, flores, frutos y ramas jóvenes se conoce como transpiración cuticular. Existe una tercera forma de pérdida de agua en forma de vapor, que se produce a través de las lenticelas, pequeñas aberturas existentes en el tejido suberoso que recubre a los tallos y ramitas de algunos tipos de plantas; esta recibe el nombre de transpiración lenticular.

La transpiración cuticular implica la difusión directa del vapor de agua a través de la cutícula, pero esta pérdida de agua es insignificante en comparación a la que ocurre por vía estomática, debido a que la cutícula es una capa que impide con gran eficacia el escape de vapor de agua. Sin embargo, la magnitud de la transpiración cuticular varía con la especie, el grado de desarrollo alcanzado (fase de la ontogénesis) y las condiciones que pueden presentarse que favorezcan a este tipo de transpiración. En los estadios juveniles la transpiración cuticular es apreciable y puede superar a la transpiración estomatal, lo que puede apreciarse en la Tabla 2.11. Asimismo, en las plantas con delgadas capas de cutícula este tipo de transpiración es significativa. También en un ambiente muy seco los estomas se cierran, regulándose la transpiración estomatal, pero la pérdida cuticular puede alcanzar un nivel importante e incluso originar la marchitez en la planta.

Del total de agua que pierden las plantas por transpiración, el 85-90 % ocurre por vía estomatal mientras que un 10-15 % sale a través de la cutícula, según señala Maximov (1952). Otros autores como Levitt (1954) expresan que la transpiración estomatal supera en 3-4 veces los valores que alcanza la transpiración cuticular, aunque en los estadios juveniles de las plantas y de las hojas la transpiración cuticular puede alcanzar el 60 % o más de la pérdida total como se observa en las hojas jóvenes en posturas de *Citrus* (Tabla 2.11).

Tabla 2.11. Valores para la transpiración estomatal y cuticular en especies de *Citrus* en fase de vivero

Especie	Tipo de Transpiración (mg g^{-1} H_2O $minuto^{-1}$)	28/3/75	23/4/75	5/5/75	X	%
C.sinensis / naranjo agrio. cv " Orlinda Valencia"	Total	1.99	2.07	3.44	2.50	100
	Estomatal	1.26	0.43	1.13	0.94	38
	Cuticular	0.75	1.64	2.31	1.56	62
C. aurantifolia /naranjo Agrio, cv" Lima persa SRA-58"	Total	1.28	2.16	4.02	2.48	100
	Estomatal	0.65	0.17	1.76	0.86	34
	Cuticular	0.63	1.99	2.26	1.62	65

Fuente: Torres y Zabala, 1976

2.7.1. Importancia de la transpiración

Extraordinaria importancia biológico-agronómica tiene el proceso físico-fisiológico de transpiración. El proceso de transpiración es determinante para el crecimiento, la absorción y el transporte de minerales, y lo que es más importante, la transpiración actúa como proceso termorregulador de las plantas.

El funcionamiento bioquímico y fisiológico óptimo de la planta en especial, el crecimiento y la forma de los órganos vegetales (hojas, flor, fruto) están relacionados con un déficit hídrico mínimo o una turgencia óptima, y las plantas funcionan lentamente o con menor eficiencia por encima o por debajo de este nivel. La transpiración es el proceso físico-fisiológico que garantiza el déficit hídrico mínimo necesario o el estado de turgencia óptima.

La absorción mineral pasiva (sin gastos de energía) y la que se efectúa debido al flujo de masa de agua desde el suelo hacia el interior radical es una consecuencia de la transpiración, por lo que esta última contribuye a la absorción de los elementos minerales indispensables al

crecimiento y desarrollo vegetal. Además, una vez que los elementos vegetales son absorbidos activa y pasivamente e incorporados al xilema, el transporte de estos hacia las hojas, ramas superiores, flores y frutos se debe fundamentalmente a la corriente transpiratoria. Es decir, el fenómeno de la transpiración interviene en la absorción, la circulación y la distribución de los elementos minerales.

Finalmente se señala la importantísima misión de la transpiración en el intercambio de energía que ocurre entre las hojas de las plantas y el ambiente. En la naturaleza la transpiración juega un papel extremadamente esencial al enfriar las hojas, es decir, al actuar como termorregulador de estas evitando su recalentamiento, lo cual es muy significativo en el mantenimiento de la actividad bioquímica y fisiológica. La transpiración es un poderoso proceso de enfriamiento, dado que el proceso de evaporación del agua es fuertemente endergónico al ser el calor latente de vaporización de cada gramo de agua aproximadamente de 540 cal g^{-1} a 1000 C y de 581 cal. g^{-1} a 200 C.

Se conoce que las plantas, por regla general, transpiran grandes cantidades de agua; por ejemplo, en fase de vivero, las posturas de *C. sinensis Osb*, cv. Olinda valencia y *C. aurantifolia cv.* Lima persa SRA-58 transpiran respectivamente entre 30 000 y 35 000 g y entre 35 000 y 40 000 g de agua (Torres, 1980). Haciendo cálculos sencillos se llega al siguiente consumo de energía por concepto de transpiración.

a) Olinda valencia: de 1.74 x 10^7 a 2.03 x 10^7 calorías
b) Lima persa: de 2.03 x 10^7 a 2.32 x 10^7 calorías.

Si este consumo energético del orden de 15-23 millones de calorías lo realizan posturas de cítricos en un período de 6-8 meses con un número de hojas entre 150-300 aproximado, cuán tremendo será el requerimiento energético de un árbol de Lima persa en el curso de un año en condiciones tropicales, si posee entre 50000 y 60000 hojas y una intensidad promedio de transpiración entre 3-8 g H_2O dm^2 h^{-1} (Torres et al., 1978).

2.7.2. Intensidad de transpiración (IT)

La cantidad de agua que las plantas pierden por unidad de superficie foliar en la unidad de tiempo se define como intensidad de transpiración (IT). Su valor es muy variable; depende de la especie, la variedad, la ontogénesis y recibe gran influencia de los factores medioambientales. La IT durante el día está normalmente en el rango de 0,5 a 2,5 g $dm^{-2}.h^{-1}$ para plantas mesófitas bien provistas de agua y en clima cálido; durante la noche el valor es mucho más bajo, del orden de 0,1 g $dm^{-2}.h^{-1}$, y aún inferior (Guardiola y García, 1991). Valores característicos para la transpiración durante todo el día oscilan en el rango de 5 a 15 g dm^{-2} h^{-1}.

Generalmente la IT es relativamente baja en las primeras horas de la mañana, se incrementa con la salida del sol y el aumento de la temperatura, sus valores máximos se registran en horas del mediodía y decrece en horas de la tarde alcanzando sus valores mínimos en horas de la noche. Este curso diario de la IT puede observarse en la Tabla 2.12 para especies de *Citrus* en las condiciones de Cuba.

Tabla 2.12. Variación diurna de la Intensidad de Transpiración en cítricos (g dm^{-2} h^{-1})

Especie	Hora del día				X día	Fuentes
	8-9:00 am	11-12:00	3-4:00 pm	5:00 pm		
C. sinensis/n.agrio (2 años)	0.53	1.73	1.23	1.11	1.15	Torres y Zabala (1976)
C. aurantium (8 meses)	1.38	3.48	2.64	1.98	2.37	Torres *et al.* (1978)
C.aurantifolia/n.agrio (árbol de 20 años)	2.51	5.89	5.11	4.51	4.50	Torres *et al.* (1978)

Al analizar comparativamente la intensidad de transpiración promedio en los datos de la Tabla 2.12, se observa que la magnitud del proceso está influida también por la especie y la edad de la planta (dentro de un mismo género) y la época del año.

2.7.3. Consumo de agua por transpiración

La transpiración en casi todas las especies vegetales bajo las diferentes condiciones de cultivo origina un consumo ruinoso de agua (un verdadero consumo de lujo), debido a que el volumen total de agua perdida por transpiración es muy superior a los requerimientos fisiológicos. Para ilustrar esta idea, Maximov (1952) señala que en una hora de un día caluroso el agua que pasa por una hoja de una planta común es superior a la cantidad que este órgano contiene en cualquier momento de su ciclo de vida o de otra manera. Como apunta Kramer (1983) el volumen de agua que pasa a través de una planta en un día, puede exceder al volumen total de agua que ella contiene; mientras, Sánchez-Díaz y Aguirreolea (2001) expresan que a lo largo de la vida de una planta, aproximadamente el 95 % del agua absorbida pasa simplemente a través de ella y se pierde por transpiración. La especie, la variedad, los factores atmosféricos y el suelo determinan el consumo de agua por transpiración. A continuación se presentan

ejemplos de cifras del consumo de agua por transpiración que realizan las plantas:

- La transpiración acumulada en el cacao varía de 10 a 45 litros por día por árbol (López et al., 2012).
- Los árboles de *Citrus* transpiran de 406 a 533 mm año^{-1} en la región costera de la Florida. En un estudio cuantitativo en cultivo de toronjas se ha encontrado que el 58 % de la humedad del suelo fue removida por transpiración (Koo y Sites, 1955).
- Una postura de *C. sinensis*/naranjo agrio en fase de vivero utiliza 19 litros. Una hectárea de vivero usaría 1,368 x 10^6 litros (Torres, 1976).
- Una postura de *C. aurantifolia*/naranjo agrio en fase de vivero usa 22 litros. Una hectárea de vivero utilizaría 1,548 x 106 litros (Torres, 1976).

El consumo de agua que realizan las plantas por transpiración estomática está en el centro de una crisis en la disponibilidad de agua y la producción de cultivos, que se espera que se desarrolle en los próximos 20 a 30 años; de hecho, ha aumentado el uso de agua global al doble en los últimos 100 años, dos veces más rápido que la población humana y se espera que se duplique otra vez antes de 2030, impulsada principalmente por el riego y la agricultura. En relación a ello, Bauer et al. (2013) señalan que los estomas y su comportamiento afectan el flujo global de agua, pues un estimado de 35 x 10^{18} g de vapor de agua pasan a través de los estomas de las hojas cada año.

2.7.4. Eficiencia fisiológica en el uso del agua por la planta

El concepto de eficiencia en el uso del agua por la planta refiere la relación existente entre la transpiración y la fotosíntesis, es decir, la relación entre el consumo de agua por la planta y la producción de biomasa. La investigación en el tema de la eficiencia fisiológica en el uso del agua por las plantas se remonta a más de un siglo.

Es posible definir el término eficiencia en el uso del agua por las plantas como la relación o proporción existente entre las magnitudes de la fotosíntesis y la transpiración, para lo cual se requiere cuantificar:

- La cantidad de unidades de agua consumida por el proceso de la transpiración (unidades de volumen, peso, moléculas de vapor expulsadas, etc), en dependencia del método empleado para medir el uso de agua por transpiración y el concepto que sea asumido para expresarla.
- La cantidad de unidades de biomasa formada por la fotosíntesis o la cantidad de moléculas de CO_2 absorbidas por el proceso, en dependencia del método empleado para medir la fotosíntesis y el concepto que sea asumido para expresar la eficiencia en el uso del agua.

Para expresar la eficiencia en el uso del agua por las plantas, los fisiólogos han utilizado indistintamente como índices el coeficiente de transpiración (CT), la productividad transpiratoria (PT), la eficiencia transpiratoria (ET), la eficiencia en el uso de agua (EUA), la eficiencia en el uso del agua de la fotosíntesis (EUAF) y la eficiencia en el uso del agua en la productividad (EUA_p). Todos estos términos o índices relacionan a los procesos de la fotosíntesis y la transpiración. La eficiencia con que las plantas usan el agua es considerablemente variable, debido a que está determinada por la relación fotosíntesis/transpiración, procesos ambos muy influidos por factores propios de la planta, el suelo, el clima y diversos agentes biológicos. A manera de ejemplo, las plantas con fotosíntesis C_3 exhiben la menor eficiencia en el uso del agua (1 a 3 g de CO_2 fijado por kg de H_2O transpirada), las plantas con fotosíntesis C_4 poseen una mayor eficiencia (2 a 4 g de CO_2 fijado por kg de H_2O transpirada) y las plantas CAM exhiben la más alta eficiencia en el uso del agua (10 a 40 g de CO_2 fijado por kg de H_2O transpirada).

Lo cierto es que la absorción de CO_2 por la fotosíntesis y la pérdida de agua por transpiración determinan la productividad de la planta y la eficiencia del uso de agua (Lawson y Blatt, 2014) razón por la cual, como señalan Sanchez-Díaz y Aguirreolea (2001) la eficiencia en el uso del agua es un parámetro que se puede considerar a diferentes niveles, y es necesario tener precaución a la hora de su utilización. Así, cuando se refiere a la hoja ellos le denominan eficiencia en el uso del agua de la fotosíntesis (Water Use Efficiency of Photosynthesis- WUE_{pf}, por sus siglas en inglés) que aparece expresado en el Cuadro 2.8.

$$WUE_{pf} = \frac{\text{Absorción neta de } CO_2 \text{ (µmol m}^{-2}\text{ s}^{-1}\text{)}}{\text{Tasa transpiratoria (mmol } H_2O\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}\text{)}}$$

Cuadro 2.8. Eficiencia en el uso del agua de la fotosíntesis

Este concepto de eficiencia en el uso del agua de la fotosíntesis dado por la proporción entre el carbono fijado en la fotosíntesis y la pérdida de agua, cuantificado a nivel de hoja, lo definen varios autores como eficiencia en el uso del agua (WUE), que equivale a la cantidad de carbono fijada en la fotosíntesis por unidad de agua transpirada (Lawson y Blatt, 2014). En la práctica de la investigación actual, este concepto tiene gran uso entre los fisiólogos que

investigan el mejoramiento de la utilización del agua por las plantas, pues se dispone de los analizadores de gas por infrarrojo (IRGA) que permiten hacer mediciones en tiempo real de tasas de asimilación del CO_2 en la fotosíntesis, tasa de transpiración de la hoja, conductancia estomática (gs) y fracción molar intercelular de CO_2 (C_i) (Long et al., 2006). El otro enfoque sobre el uso eficiente del agua, en lo que se refiere a una comunidad o cultivo, es denominado por Sánchez-Díaz y Aguirreolea (2001) como eficiencia en el uso del agua en la productividad (WUE_p, por sus siglas en inglés), que expresa el total de materia seca producida por unidad de agua consumida en la evapotranspiración, que se resume en el Cuadro 2.9.

$$WUE_p = \frac{\text{Materia seca o rendimiento del cultivo (Kg ha}^{-1})}{\text{Agua consumida en evapotranspiración (Kg ha}^{-1})}$$

Cuadro 2.9. Eficiencia en el uso del agua en la productividad

En este concepto se incluye el agua usada por transpiración y la evaporada desde el suelo a nivel de unidad de superficie cultivada, lo que eleva la complejidad de la cuantificación; por otra parte (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2001) la frecuente falta de datos sobre materia seca de las raíces hace que los resultados se calculen teniendo en cuenta únicamente la materia seca de los órganos aéreos, por lo que algunos autores han propuesto utilizar el término de eficiencia transpiratoria. Todo ello lo convierte en una aproximación a la real eficiencia en el uso del agua por la planta, dado que la masa de raíces representa del 20 al 50 % del peso seco total; pero en condiciones de poca disponibilidad de nutrientes y agua las plantas desarrollan profusos y profundos sistemas radicales los cuales pueden representar hasta el 90 % del peso total de la planta.

El término de eficiencia del uso del agua de la productividad (WUEp), se puede comprender dentro del concepto más general de eficiencia como la cantidad de masa seca producida por unidad de agua transpirada (Wang et al., 2014) o en el de Kremer y Stöckle (2012) que la definen como la relación entre biomasa producida por unidad de agua transpirada y que se ha utilizado para evaluar la productividad bajo condiciones limitadas de agua.

Dado que el coeficiente de transpiración (CT) entendido como la cantidad de agua transpirada para producir la unidad de masa seca por la planta, tiene una larga data, se ha preferido desarrollarlo para evidenciar la variación en el uso del agua por las plantas, en relación a las especies, la fertilidad de los suelos y la disponibilidad de agua.

Así, Briggs y Shantz (1913) estudiaron el coeficiente de transpiración (CT), la cantidad de agua utilizada para la formación de la unidad de masa seca en ocho tipos de especies cultivables. Tres años después, Kiesselbach experimentó y demostró la influencia de la fertilidad natural de los suelos sobre el CT de las plantas (Kiesselbach, 1916, citado por Miller, 1938). Ya a mediados del siglo XX los resultados acumulados de las investigaciones sobre el CT permitieron establecer un rango de 125 a 1 000 unidades, siendo el valor más frecuente el de 300 unidades; mientras, para la productividad transpiratoria muestra menor variación, al menos un rango más estrecho de 1 a 8 unidades, siendo 3 el valor más frecuente (Maximov, 1952).

En la Tabla 2.13 se observan valores para el coeficiente de transpiración, apreciándose la variación de este índice para algunas plantas cultivables. Los valores para el coeficiente de transpiración están comprendidos en el rango establecido por Maximov (1952) para este indicador, incluso aquellos que fueron obtenidos después de 1952. Por otra parte los datos sobre el CT también ponen de manifiesto que la eficiencia en la utilización del agua por las plantas está muy relacionada con el tipo de metabolismo fotosíntetico que desarrolla la planta; así, las plantas CAM tienen la más alta eficiencia en el uso del agua, seguidas por las de tipo C_4 y finalmente las plantas tipo C_3, que pueden llegar a usar hasta más de mil unidades de agua para formar la unidad de masa seca; tal es el caso de la alfalfa, que alcanza la cifra de 1068 unidades de agua.

Por constituir el abastecimiento de agua y de nutrientes dos factores del crecimiento vegetal con vínculos muy estrechos entre sí, y por ser elementos que el hombre maneja en la práctica agrícola, se analiza a continuación la incidencia de estos sobre la productividad del uso del agua por las plantas.

Tabla 2.13. Valores del coeficiente de transpiración en diferentes especies de plantas

Planta	CT	Fuente
Maíz (C_4)	233-386	Briggs y Shantz (1913) (citados por Miller, 1938)
Sorgo (C_4)	300-400	
Habichuela	214	
Alfalfa	1068	
Girasol	490	
Caña de azúcar (C_4)	212	
Papa	300-450	
Arroz	600	
Arroz	240-519	Angladette (1969)
Piña (CAM)	30-50	Chandler (1967)
Frutales	200-400	
Citrus auruntifolia	335-538	Torres (1977)
Citrus sinensis	250-400	
Tomate	595	Yanukovich (1940) (citado por Rubin, 1984)
Pimiento	810	

La fertilización es efectiva cuando los nutrientes son disueltos por el agua, por lo que la insuficiencia de agua dificulta y a veces impide la absorción de los nutrientes. Por otro lado la fertilidad del suelo puede variar la respuesta de la planta a las condiciones de humedad en el suelo. Los abonos, al aumentar la concentración y disponibilidad de los elementos minerales en la solución del suelo, disminuyen notablemente el coeficiente de transpiración, por lo que la fertilización constituye un potente medio para economizar las reservas hídricas del suelo, no en cantidades absolutas, sino en relación con la producción global de materia seca. Esto fue demostrado a principios del siglo XX por Kiesselbach (1916) (citado por Miller, 1938), que encontró que el coeficiente de transpiración tenía valores de muy alto, medio y bajo en suelos clasificados como pobres, medios y ricos por su fertilidad natural, pero al aplicarse abono el CT disminuía 200 unidades en el suelo de fertilidad pobre y solo 45 unidades en el suelo de alta fertilidad (Tabla 2.14).

Tabla 2.14. Valores del coeficiente de transpiración en dependencia de la fertilidad del suelo

Fertilidad del suelo	C.T sin aplicar abono	C.T con aplicación de abono
Pobre	550	350
Medio	479	341
Rico	392	347
Fuente: Kiesselbach (1916) (citado por Miller, 1938)		

La fertilización mejora la eficiencia hídrica en las plantas. Olson (1964) trabajando con diferentes especies de gramíneas logró incrementar en un 29 % la eficiencia hídrica usando fertilización adecuada. Torres (1977) demostró en condiciones de humedad adecuada en el suelo (al 60 % de la capacidad máxima de retención del suelo), una reducción en el consumo de agua por transpiración e incrementos en la capacidad de fotosíntesis al aumentar la tasa de asimilación neta, y aumento en la actividad clorofílica en posturas de naranja y de lima. Esto se tradujo en aumento de la productividad transpiratoria y reducción del coeficiente de transpiración como indicadores de la eficiencia fisiológica en el uso del agua, como se aprecia en la Tabla 2.15.

Tabla 2.15. Efectos de la fertilización suplementaria con NPK en la transpiración, la fotosíntesis y la eficiencia del uso del agua en posturas de *Citrus* creciendo en humedad del 60 % de la capacidad máxima de retención

Indicador	*C. aurantifolia* / naranjo agrio, CV lima persa SRA-58	*C. sinensis* / naranjo agrio, CV Olinda
Reducción del consumo de agua por transpiración en %	15,32 %	17,05 %
Aumento de la producción neta de asimilación en g/m^2/día	0,18 %	___
Aumento de la actividad clorofílica en mg-MS/clorofila/día	0,43	0,13
Aumento de la productividad de transpiración en unidades absolutas	0,60	0,30
Reducción del coeficiente de transpiración en unidades absolutas	72,4	79,8
Fuente: Torres (1977)		

Se podría ahora preguntar: ¿por qué la fertilización mejora la eficiencia hídrica en las plantas? Ello se debe a que la nutrición mineral adecuada deprime la intensidad de la pérdida de agua e incrementa la asimilación fotosintética de las plantas. Claro está, este problema es más complejo y profundo y la respuesta hay que hallarla en la participación de cada elemento mineral en la actividad fotosintética y la transpiración, así como en el rol que juega la raíz en la absorción de los elementos minerales, el gasto energético de esta función y para el crecimiento del órgano en correspondencia con el nivel de fertilidad química, física y biológica del suelo.

Así, el N es fundamental en la síntesis de clorofilas, en la estructura del cloroplasto y en la actividad enzimática, y su deficiencia se traduce en una reducida capacidad fotosintética; por otra parte, este elemento es imprescindible para la formación de los coloides protoplasmáticos y su deficiencia aumentará el agua libre por la ausencia de aquellos, lo cual se traduce en una mayor intensidad de transpiración. Por todo ello, una planta que crece con deficiencia de N presentará un elevado coeficiente de transpiración y una baja productividad transpiratoria. De lo anteriormente explicado es muestra elocuente la reducción que sufre el coeficiente de

transpiración en las plantas por la aplicación de la fertilización nitrogenada; obsérvense los datos aportados por Baeyens (1970) en la Tabla 2.16.

Tabla 2.16. Acción de la fertilización nitrogenada sobre el coeficiente de transpiración

G de N aplicados	0,42	1,26	2,10	2,94	3,35	3,78
Valor del coeficiente de transpiración	597	468	409	407	374	3,85

Fuente: Baeyens (1970)

La humedad del suelo tiene marcada influencia en los procesos de fotosíntesis y transpiración; por ello, la eficiencia fisiológica hídrica en grado considerable depende de la humedad del suelo. Ya Miller (1938) sentenció que en las variaciones del coeficiente de transpiración con respecto a la humedad del suelo se muestra como una regla que "… se incrementa cuando la humedad del suelo se acerca a cualquiera de los extremos". En cuanto a esto, Gardner (1964) concluyó que en condiciones de campo, la variación de la intensidad de producción de materia seca y transpiración se debe fundamentalmente a los bajos potenciales de agua en el suelo y no a la luz u otro factor limitante. Lo anteriormente señalado puede observarse (Tabla 2.17.) en el comportamiento del coeficiente de transpiración en relación con la humedad del suelo en más de 37 especies forestales, hallado por Niesterovich y Deriuguina (1972).

Tabla 2.17. Valores del coeficiente de transpiración en más de 37 especies forestales en relación a la humedad del suelo

Nivel de humedad correspondiente a la capacidad máxima de retención	Rango de valores promedios del coeficiente de transpiración
20 %	207- 245
40 %	214 – 582
60 %	238 – 649
80 %	220 – 632

Fuente: Niesterovich y Deriuguina (1972)

También Torres (1977) encontró que en las especies del género *Citrus* la eficiencia del uso del agua, expresada por el coeficiente de transpiración y la productividad transpiratoria, está muy correlacionada con la humedad del suelo, demostrando que el coeficiente de transpiración es alto en condiciones de baja y elevada humedad en el suelo, mientras que la productividad transpiratoria disminuye en esas mismas condiciones, lo cual puede observarse en la Tabla 2.18.

Tabla 2.18. Influencia de la humedad del suelo en la eficiencia del uso del agua en las posturas de *Citrus*

	Lima persa			Olinda Valencia		
% Humedad	**40 %**	**60 %**	**80 %**	**40 %**	**60 %**	**80 %**
Coeficiente de transpiración	471	334	368	337	193	298
Productividad transpiratoria	3,54	3,77	3,17	3,80	3,76	3,47

Fuente: Torres (1977)

Ahora bien ¿por qué las plantas presentan baja productividad en el uso del agua en condiciones de poca y mucha humedad en el suelo? Ello se debe a que a medida que decrece el potencial hídrico en el suelo disminuyen los valores de la transpiración y la fotosíntesis, pero la disminución es más acentuada en la fotosíntesis; en cambio, al crecer el potencial hídrico en el suelo, aumentan los valores de las intensidades de transpiración y fotosíntesis, pero los incrementos son mucho mayores en el primer proceso.

Sin lugar a dudas, las ideas explicadas con relación a la eficiencia del uso del agua por parte de las plantas, es decir, sobre la proporción entre la ganancia de biomasa y la transpiración, indican a los hombres de ciencia -especialmente a los fisiólogos, biólogos, fitomejoradores y agrónomos- que aún se debe hacer mucho en la selección de plantas, y sus respuestas a la diversidad de factores medioambientales. Especial importancia en este sentido tiene que el agua es un recurso finito, cuyos mayores volúmenes los demanda la agricultura y que en el futuro se predice su carencia para grandes regiones de la Tierra como parte del cambio climático en desarrollo.

El reto anterior de mejorar la eficiencia en el uso del agua de las plantas se está centrando en la actualidad en la investigación sobre los estomas, en particular en sus células guardas (transporte a nivel de membranas y repuesta a las señales) mediante las técnicas de la biología molecular, la ingeniería genética y la modelación bioinformática. Lawson y Blatt (2014) exploraron la manipulación de los atributos físicos y funcionales de los estomas, su señalización y los mecanismos de transporte de solutos que determinan la apertura de los poros como objetivos para la potencial manipulación de las respuestas de los estomas, para cambiar las señales ambientales para mejorar la WUE. Por su parte Scott et al. (2014) utilizaron técnicas independientes para evaluar la sensibilidad de los estomas al ABA, incluyendo (1) el seguimiento y evaluación del nivel de la conductancia estomatal (gs) y de ABA, después de la alimentación foliar de ABA exógeno al flujo de la transpiración, y (2) la evaluación in vitro de la abertura de estomas en epidermis aisladas e incubadas a concentraciones crecientes exógenas de ABA y la estimación posterior de gs. También Wang et al. (2014) sobre la base del profundo conocimiento del transporte y la homeostasis en estas células guardas proyectaron el uso de software para manipular la cinética estomática a través del suministro de transportadores individuales y la modificación genética de las células. Las compuertas de los canales, especialmente la del K^+ como canal dominante, parecen el objetivo más favorable para la manipulación experimental.

2.7.5. Factores que afectan a la transpiración

El fenómeno físico-fisiológico de la transpiración está afectado por una gama extraordinaria de factores. Al explicar las relaciones hídricas a nivel celular, la absorción de agua por la raíz, el funcionamiento de los estomas, el consumo de agua, la eficiencia, así como el movimiento hídrico en el interior de la planta y la importancia del proceso, se ha estado analizando conjuntamente con lo explicado para el fenómeno de la transpiración en relación con los factores que la afectan.

Por estas razones, en este espacio solo se señalará muy brevemente qué factores ligados a la propia planta como la especie, la variedad, la fase de la ontogénesis, la edad de las plantas y de las hojas, la apertura y cierre de los estomas, su cantidad, dimensiones y profundidad o su localización, así como el nivel de inserción de la hoja en la planta y su propia actividad bioquímica están relacionados con el proceso de la transpiración. Por otra parte, inciden también los factores del suelo, entre ellos su potencial hídrico y sus componentes; las propiedades físicas; la temperatura, la aireación, entre otros, que de manera indirecta influyen en el proceso de la pérdida de agua en forma de vapor por la parte aérea de la planta. Debe señalarse también la acción directa que tienen los factores atmosféricos, como la luz, la temperatura, la humedad relativa, el viento el CO_2 y el O_2 y la precipitación sobre la transpiración. La Figura 2.11 ilustra el complejo de factores y relaciones entre la transpiración y la absorción del agua por las plantas.

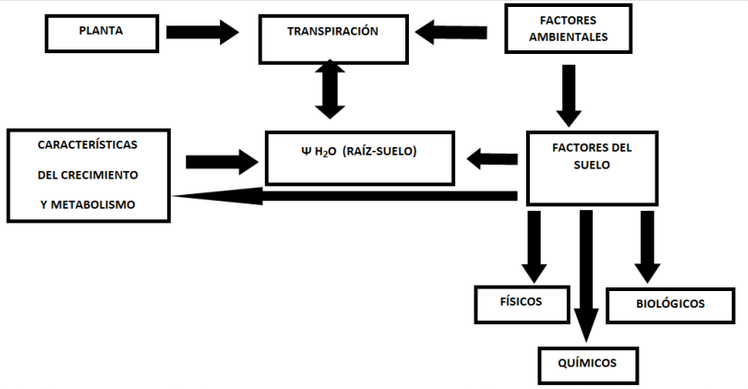


Figura 2.11. Factores y relaciones entre procesos que influyen sobre la transpiración y la absorción de agua por las plantas. **Fuente:** elaboración de los autores.

Sin negar la acción individual que tiene cada uno de los factores señalados, ni la acción conjunta de todos, la capacidad evaporante de la atmósfera, su tensión de vapor o como modernamente en términos termodinámicos se le denomina, potencial hídrico atmosférico, resulta la fuerza propulsora principal del fenómeno de la transpiración. La magnitud del potencial hídrico atmosférico está determinada por la humedad relativa y la temperatura, como se observa en los valores que muestra la Tabla 2.19: el decrecimiento de la humedad relativa se corresponde con una disminución acentuada del potencial hídrico, o lo que es lo mismo, con una alta capacidad evaporante.

Tabla 2.19. Valores de potencial hídrico atmosférico a la temperatura de 20^0 C en función de la humedad relativa

Valor de la humedad relativa	Potencial hídrico atmosférico
100 %	Cerca de 0
98 %	-2,71 MPa
90 %	-14,3 MPa
50 %	-94,4 MPa
10 %	-313,5 MPa
Fuente: Salisbury y Ross (1994)	

La transpiración es en esencia un proceso de difusión y como todo proceso difusivo, el de evaporación del agua obedece las leyes de Fick, por lo que la transpiración depende del gradiente de concentración de vapor. Este fenómeno puede expresarse como está reflejado en el Cuadro 2.10; si bien queda establecido que el flujo de transpiración depende directamente de la diferencia de la concentración de vapor de agua entre la hoja y la atmósfera, será inversamente proporcional a las resistencias que aparecen en el camino del flujo, o sea, en la capa límite de la hoja, en el espacio de la cavidad estomática, en el estoma y también en el tejido del mesófilo.

$$T = Cv\ hoja - Cvatm\ /\ R = \ variación\ \ Cv\ /\ R$$

Donde:
- T: transpiración ($g.cm^{-2}\ .\ s^{-1}$)
- Cv hoja: concentración de vapor en la hoja ($g.\ cm^{-3}$)
- Cv atm: concentración de vapor en la atmósfera ($g.\ cm^{-3}$)
- R: resistencia difusiva total

Cuadro 2.10. La transpiración en función del gradiente de concentración de vapor

2.7.6. Métodos para estudiar la transpiración

La Fisiología Vegetal cuenta con una amplia gama de métodos para estudiar y determinar la transpiración. Por su carácter, los métodos pueden ser cualitativos y cuantitativos y de naturaleza química o física. Por el principio en que se fundamentan, se pueden clasificar en:

- Los que registran la transpiración por cambio de peso en la planta o en sus órganos, particularmente en las hojas *(métodos gravimétricos)*
- Los métodos que registran el vapor de agua que escapa desde la planta
- Los métodos que registran la velocidad del flujo de savia.

Realmente los resultados que se obtienen, ya sea midiendo la transpiración en condiciones de laboratorio o de campo, o mediante los métodos gravimétricos y gasométricos, universalmente los más usados, se determinan en condiciones bastante alejadas de las naturales, por lo que los valores de transpiración siempre serán relativos.

Entre los métodos gravimétricos, es decir, los que determinan la transpiración por los cambios de peso que sufre el material, se encuentran:

a) El método de las pesadas rápidas: Fue el primero de los métodos gravimétricos y consiste en medir con una balanza de precisión el cambio de peso que experimenta una hoja o rama en los primeros minutos después de separada de la planta. La principal objeción a este método es la rotura de los vasos del peciolo o rama, lo cual puede causar variación en la velocidad de transpiración y es muy difícil de precisar. Este método ha sido muy utilizado para los estudios de transpiración en condiciones de campo.

b) El cultivo de plantas en macetas: Permite registrar la pérdida de peso del sistema planta-suelo, debido a la transpiración. La principal objeción y desventaja de este método, es que inobjetablemente la planta está sujeta a los cambios edáficos considerables. Además generalmente las plantas sujetas a estas condiciones transpiran mucho más que bajo las condiciones naturales.

c) Uso de lisímetros: Los métodos gravimétricos puede utilizarse en condiciones de campo, empleando los llamados lisímetros (grandes recipientes rellenos de suelos que se asientan sobre equipos de pesadas y cuyo conjunto se entierra en el suelo). Este método se puede considerar como el más más apropiado y preciso para estudios de transpiración en condiciones de campo (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2001).

Los métodos que determinan el vapor de agua comprenden todas aquellas variantes que permiten determinar la transpiración cuantificando esta variable. Como principio general, determinan el incremento en el contenido de humedad en una corriente de aire conocida que pasa a través de una cámara que recubre la planta o parte de ella. Indudablemente, la objeción a este método consiste en los cambios que se introducen al microclima de la hoja o de la planta al ser cubierta por una cámara y su uso está limitado a un corto período de tiempo. Se han ideado cámaras para estudiar la transpiración en una hoja, grupos de hojas en una planta y más recientemente a un grupo de plantas; este último precisa de instrumentación sofisticada que permite controlar la temperatura, la humedad y las concentraciones de gas dentro de la cámara; por ello es muy costoso y requiere inversiones de miles de dólares. Existen también técnicas para medir el vapor de agua a través de la gasometría; se han ideado múltiples dispositivos de una gran seguridad y precisión, los cuales comprenden el uso de sustancias químicas colectoras de vapor, psicrómetros especiales, radiación infrarroja, instrumentos y sensores electrónicos que permiten determinar las variaciones en la humedad del aire.

La transpiración puede ser medida también determinando la intensidad del flujo de la corriente transpiratoria. El método de cociente de calor utiliza sensores de flujo de savia para la medida directa de la transpiración. El principio basal de estos sensores es aplicar una fuente de calor constante en la corriente de savia bruta o en su proximidad que permite detectar la dirección del flujo; si este es positivo (hacia arriba) indica que hay transpiración, si el flujo es negativo (hacia abajo) significa que existe estrés hídrico en la planta. El método de sensores de flujo de savia es simple y robusto para estimar la transpiración en los árboles (López et al., 2012).

2.8. Movimiento del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera (SSPA)

El agua en la célula vegetal constituye el componente dominante de su contenido; embebe las paredes celulares y ocupa el lumen de vasos, traqueidas y fibras formando en la planta una fase líquida continua desde las raíces hasta las hojas. Por otra parte la planta a través de las raíces se prolonga en el suelo y mediante las superficies aéreas evaporantes contacta con el vapor de agua de la atmósfera, formando de esta manera el llamado sistema suelo-planta-atmósfera (SSPA).

¿Cómo es posible el ascenso de agua absorbida por el sistema radicular desde el suelo hasta las hojas? Diferentes han sido las teorías que se han elaborado para explicar este fenómeno; en unas se ha conferido la mayor importancia a la presión radical, otras veces a las fuerzas de cohesión entre las moléculas de agua y a la adhesión entre las moléculas de agua y las paredes

celulares en las columnas líquidas del xilema, y en ocasión a la fuerza succionadora o tensión originada en las hojas debido a la transpiración. Hoy en día se está de acuerdo en que la causa principal que origina el movimiento hídrico en el interior de la planta es consecuencia del potencial hídrico decreciente desde la raíz hacia las hojas, teniendo también contribución las fuerzas de cohesión y adhesión y de la presión radical.

Al explicar las relaciones hídricas en el suelo se demostró la existencia del potencial hídrico y que el movimiento del agua entre diferentes zonas del suelo obedece a una diferencia decreciente de la energía libre del agua. Por otra parte al analizar las relaciones entre el suelo y la planta (su sistema radical) es decir, la absorción de agua, quedó establecido que el fenómeno se produce a consecuencia de la diferencia de energía libre del agua entre un medio y el otro, explicándose así el movimiento del agua desde el suelo a las raíces.

En el estudio del transporte del agua entre la raíz y las hojas quedó demostrado que la fuerza propulsora fundamental es el potencial decreciente en el sentido de los órganos raíz-tallo-hoja. Por otra parte se definió que la fuerza principal que causa la transpiración es la diferencia existente entre el potencial de las hojas y el potencial atmosférico en la capa límite. De tal manera, el movimiento del agua en el sistema continuo suelo, raíz, tallo, hojas, atmósfera (SSPA) se produce como consecuencia del gradiente de energía libre o de gradientes decrecientes de potenciales hídricos entre el suelo y la atmósfera, como se representa en el Cuadro 2.11 y en la Figura 2.12 que muestra el potencial hídrico en el suelo, la raíz, el tallo, las hojas y la atmósfera.

$$F_{H20} = (\Delta\psi/r) = (\psi_{suelo} - \psi_{raíz}/r_1) \geq (\psi_{raíz} - \psi_{tallo}/r_2) > (\psi_{tallo} - \psi_{hoja}/r_3) > (\psi_{hoja} - \psi_{aire}/r_4)$$

$$F_{H20} = (\Delta\psi/r) = (\psi_{suelo} - \psi_{aire}) / (r_1 + r_2 + r_3 + r_4)$$

(-0.3 MPa > (-0.7 MPa) > (-1,0 MPa) > (-1.3 MPa) > (-40,0 MPa)

Movimiento del agua en el SSPA

Cuadro 2.11. Flujo del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera

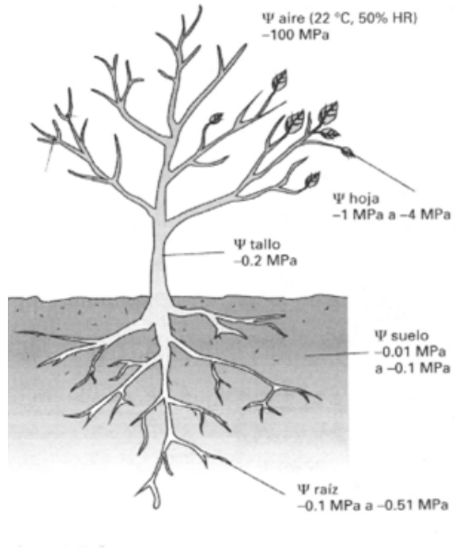
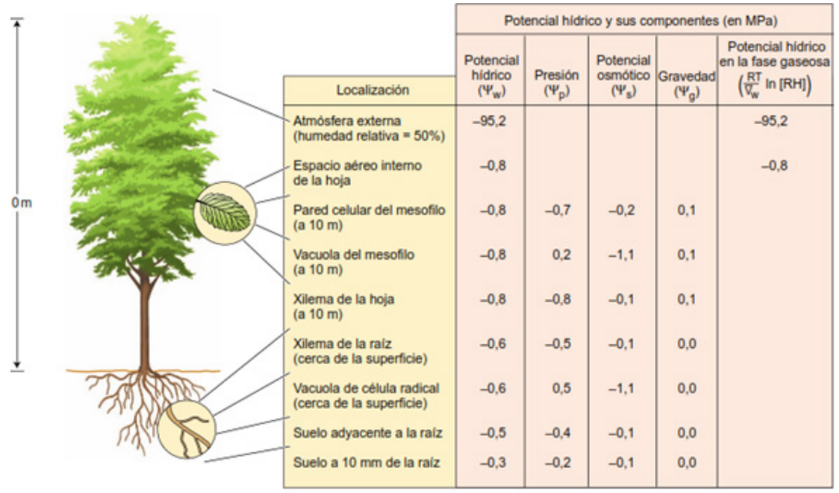


Figura 2.12. Potencial hídrico en el sistema suelo-planta-atmósfera. El valor más negativo se encuentra en la atmósfera. En la planta existe un gradiente, siendo el potencial más negativo en las hojas y menos negativo en las raíces, donde el potencial hídrico se aproxima al del suelo. Fuente: Azcón-Bieto y Talón (2008).

En resumen, basándose en la naturaleza continua del flujo hídrico en las plantas y en la aplicabilidad de la analogía de la ley de Ohm para describir el flujo (se considera similar al flujo de electricidad en un conductor), desde 1948 la Fisiología Vegetal utiliza el modelo descrito en el cuadro 2.11. En este modelo se relacionan el flujo de agua, los potenciales hídricos como fuerzas propulsoras y las resistencias al flujo a lo largo del suelo, la raíz, el tallo, las hojas y el aire atmosférico. El concepto del sistema suelo-planta-atmósfera o SSPA -visto como un sistema continuo- proporciona una estructura muy útil que ha permitido considerar todos los aspectos de las relaciones hídricas y su comprensión en términos cuantitativos, cuando se analiza y determina el balance hídrico de las plantas (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2001). Valores para el potencial hídrico y sus componentes en el sistema suelo-planta-atmósfera para un árbol de 20 m de altura se presentan en la Figura 2.13.



Localización	Potencial hídrico y sus componentes (en MPa)				
	Potencial hídrico (Ψ_w)	Presión (Ψ_p)	Potencial osmótico (Ψ_s)	Gravedad (Ψ_g)	Potencial hídrico en la fase gaseosa $\left(\frac{RT}{V_w} \ln [RH]\right)$
Atmósfera externa (humedad relativa = 50%)	–95,2				–95,2
Espacio aéreo interno de la hoja	–0,8				–0,8
Pared celular del mesofilo (a 10 m)	–0,8	–0,7	–0,2	0,1	
Vacuola del mesofilo (a 10 m)	–0,8	0,2	–1,1	0,1	
Xilema de la hoja (a 10 m)	–0,8	–0,8	–0,1	0,1	
Xilema de la raíz (cerca de la superficie)	–0,6	–0,5	–0,1	0,0	
Vacuola de célula radical (cerca de la superficie)	–0,6	0,5	–1,1	0,0	
Suelo adyacente a la raíz	–0,5	–0,4	–0,1	0,0	
Suelo a 10 mm de la raíz	–0,3	–0,2	–0,1	0,0	

Figura 2.13. Valores para el potencial hídrico y sus componentes en el sistema suelo-planta-atmósfera para un árbol de 20 metros de altura. Fuente: Taíz y Zeiger (2006).

2.9. Balance de agua en la planta

El balance de agua en las plantas caracteriza el estado y contenido hídrico en ellas, y depende de las intensidades relativas de absorción y pérdida de agua por transpiración. Un desequilibrio hídrico, una deficiencia de agua, un déficit hídrico o un estrés hídrico -como comúnmente es llamado- puede ser causado por una pérdida excesiva de agua, por una absorción reducida o por una combinación de ambas condiciones.

Al comparar las curvas o valores diarios de los procesos de absorción y transpiración se observa que desde las primeras horas de la mañana hasta la caída de la tarde la intensidad de pérdida supera a la velocidad de absorción y que después de avanzada la caída de la tarde la última supera a la primera, comenzando a restablecerse el balance de agua en la planta; este llega a ser completo ya avanzada la noche o en horas de la madrugada, siempre y cuando el potencial hídrico del suelo permita la ocurrencia de la absorción. El curso diario de las curvas de absorción de agua y transpiración en el fresno (*Fraxinus angustifolia*) se presentan en la figura 2.14.

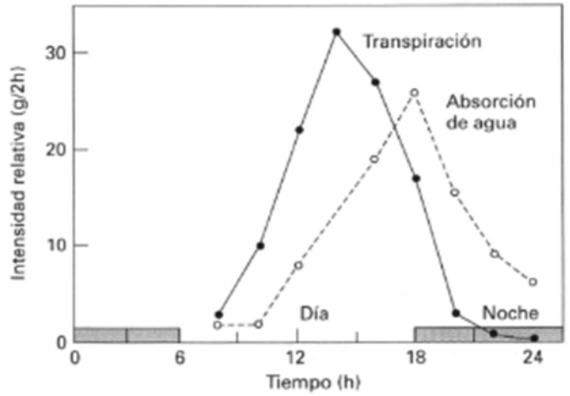


Figura 2.14. Relación entre la absorción de agua y transpiración en el fresno (*Fraxinus angustifolia*). Fuente: Kramer (1937) (adaptado por Azcón-Bieto y Talón, 2008).

En las condiciones naturales, la transpiración de las plantas está muy bien coordinada con la absorción del agua por parte del sistema radical, por lo que el balance hídrico es satisfactorio y posibilita el funcionamiento fisiológico integral de manera adecuada. Diariamente, no obstante, aún cuando la humedad del suelo sea adecuada y la capacidad evaporante atmosférica no sea elevada, se observan déficit hídricos internos de 5-10 %, pero estos no influyen negativamente en el funcionamiento de la planta. En cambio, cuando el potencial hídrico decrece severamente (disminuye la posibilidad y velocidad de la absorción) o el potencial evaporante atmosférico es elevado, o se combinan ambas situaciones, el déficit hídrico puede elevarse hasta un 25 % o más y actúa desfavorablemente sobre la actividad bioquímica y fisiológica. En cuanto al déficit hídrico y la afectación que tiene sobre el funcionamiento de la planta, se han establecido los criterios de déficit hídrico crítico, subletal y letal de acuerdo con Stocker (1961). Este autor define al déficit hídrico critico como la mayor deficiencia de agua que pueda sufrir la planta sin ocasionarle daño, al déficit hídrico subletal como la deficiencia de agua a la cual comienzan a aparecer manchas sobre las hojas de las plantas, y al déficit hídrico letal como la deficiencia de agua interna con la cual ocurre la muerte de la planta. De acuerdo con Maximov (1952) para la mayoría de las plantas ecológicamente típicas, el déficit hídrico letal está usualmente entre el 40 y el 70 %. Debe plantearse no obstante, según Stocker (1961) que el nivel de deshidratación o porcentaje de déficit hídrico letal es muy difícil de establecer, puesto que está basado sobre diferentes criterios de vida y cada criterio da valoración diferente del punto letal.

El déficit hídrico interno diario en las plantas puede alcanzar valores del 15 al 25 %, algunas veces 25-30 % y hasta el 40 %. Es de destacar que los valores diarios del déficit hídrico varían entre las especies y variedades de un mismo género, y para una misma planta varían en sus diferentes órganos. Así, el déficit hídrico es mayor en las hojas jóvenes que en las maduras y viejas, es superior en las hojas de mayor nivel de inserción que en las localizadas en zonas bajas del cuerpo del vegetal, y también es mayor en las hojas localizadas en la periferia que en las que se encuentran en el interior de la copa. Incluso en una misma hoja el déficit hídrico es variable; su valor se incrementa desde la base hacia el ápice de las hojas, lo cual se ha observado en las hojas de tabaco, remolacha y cítricos; los resultados obtenidos en cítricos pueden observarse en la Tabla 2.20.

Tabla 2.20. Variación del déficit hídrico (%) en las zonas de las hojas de especies de cítricos

Especie	Zona	27/3/75	23/4/75	22/5/75	Promedio
Citrus aurantifolia (naranjo agrio)	Base	19,3	13,1	21,6	18,00
	Centro	20,6	14,0	23,3	19,30
	Ápice	24,0	14,7	24,1	20,93
Citrus sinensis (naranjo dulce)	Base	16.15	16.3	20.3	17.70
	Centro	19.9	18.4	22.3	20.10
	Ápice	20.7	19.0	23.6	21.10
Fuente: Torres y Zabala (1976)					

El déficit hídrico presenta también un ritmo diario; comienza con valores bajos en las primeras horas y alcanza máximos en horas del mediodía, disminuyendo en horas de la tarde para llegar a su mínima expresión en horas avanzadas de la noche o en las primeras de la madrugada. Este comportamiento en condiciones normales se corresponde con la marcha de los procesos de absorción y de transpiración. Obsérvese en la Tabla 2.21 este comportamiento en especies del género *Citrus* en estadio de posturas.

Tabla 2.21. Valores diurnos del déficit hídrico en hojas de especies de *Citrus*

Especie	08.00 h	11.00 h	12.00 h	14.00 h	16.00 h
C. aurantium (3-6 meses)	6.51	9.86	---	9.69	6.99
C. sinensis / naranjo agrio CV. Olinda valencia	10.63	---	12.65	---	10.15
C.aurantifolia / naranjo agrio CV. lima persa SRA-58	10.12	---	12.55	---	12.39
Fuente: Torres (1976, 1977)					

El potencial hídrico o déficit hídrico que se desarrolla en la planta prácticamente actúa sobre todos los procesos bioquímicos y fisiológicos determinantes de la cantidad y calidad del crecimiento vegetal; por ello se le considera el indicador más importante de las relaciones entre las plantas y el agua.

Han sido publicados muchos estudios sobre los cambios anatomorfológicos, bioquímicos y fisiológicos causados por el déficit hídrico en numerosas especies vegetales de interés e importancia agrícola, siendo muy diversa y rica la literatura científica sobre este tema.

Los efectos directos de la deficiencia hídrica sobre la actividad metabólica de la planta son difíciles de distinguir de los secundarios, y prácticamente todos los procesos de la vida vegetal pueden reflejar los efectos del déficit de agua en el tejido vegetal, el cual afecta seriamente los rendimientos de los cultivos. Actualmente se puede concluir que el potencial hídrico de la planta afecta los siguientes procesos: el crecimiento de la planta, la fotosíntesis, la respiración, la absorción, el transporte y el metabolismo mineral, el transporte de las sustancias orgánicas, el funcionamiento del aparato estomático, la síntesis y actividad de las enzimas, la síntesis y degradación de las proteínas, la síntesis y acumulación de los pigmentos fotosintéticos, la síntesis de los aminoácidos, la síntesis de los ácidos nucleicos, la síntesis y acumulación de reguladores e inhibidores del crecimiento y la floración y fructificación de las plantas. La Figura 2.15 es una adaptación de Azcón-Bieto y Talón (2008) y muestra la sensibilidad de los procesos fisiológicos y actividades bioquímicas a la deficiencia hídrica expresada en términos de potencial hídrico; en especial resultan altamente sensibles el crecimiento celular, la síntesis de proteínas y la fotosíntesis, procesos determinantes de la producción vegetal. También Taíz y Zeiger (2006) muestran los cambios fisiológicos producidos por la deshidratación, expresados por el potencial hídrico en las plantas bien regadas, plantas con estrés suave y plantas de clima desértico (Figura 2.16).

	Sensibilidad al estrés			
	Muy sensible		Relativamente insensible	
	Ψ del tejido que afecta al proceso			
Proceso o parámetro afectado	**0 MPa**	**−1.0 MPa**	**−2.0 MPa**	**Observaciones**
Crecimiento celular (−)	——	- - - - -		
Síntesis de pared (−)	——			Tejido en crecimiento rápido
Síntesis de proteínas (−)	——			Tejido en crecimiento rápido
Formación de protoclorofila (−)	——			Hojas ahiladas
Nivel de nitrato reductasa (−)	——	——		
Acumulación de ABA (+)	- ——	——		
Nivel de citoquininas (−)	——	——		
Abertura estomática (−)	- - - - ——	——	—— - - - - - - - -	Depende de la especie
Asimilación de CO_2 (−)	- - - - ——	——	—— - - - - - - - -	Depende de la especie
Respiración (−)	- - ——	——		
Acumulación de prolina (+)	- - ——	——		
Acumulación de azúcares (+)		——	——	

Figura 2.15. Sensibilidad de procesos o parámetros vegetales a los déficits hídricos. La longitud de las líneas horizontales representa el margen de estrés en el cual un proceso empieza a verse afectado. Las líneas discontinuas significan deducciones basadas en datos más imprecisos. Los signos (+) o (-) indican aumento o disminución en el parámetro o proceso. Fuente: Azcón-Bieto y Talón (2008).

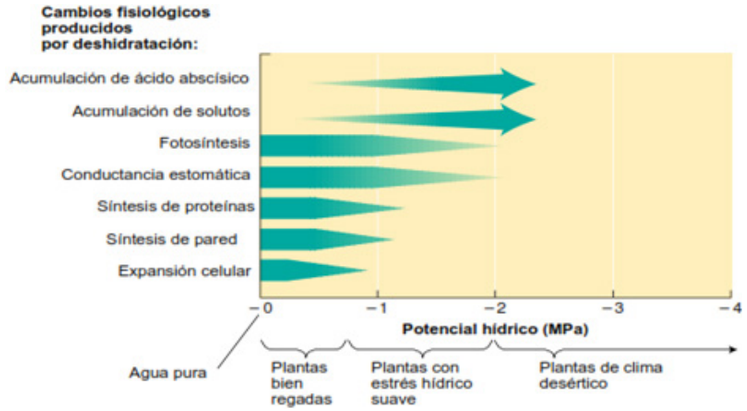


Figura 2.16. Cambios fisiológicos producidos por deshidratación. El potencial hídrico en plantas bien regadas, plantas con estrés suave y plantas de clima desértico. Fuente: Taíz y Zeiger (2006).

A la influencia que ejerce el déficit de agua sobre el crecimiento se le ha prestado una gran atención; en las amplias revisiones bibliográficas sobre este tema, en los múltiples y variados experimentos efectuados, se demuestra convincentemente que la intensidad, magnitud y calidad del crecimiento de las plantas hortícolas, arbustos, árboles forestales y frutales, está fuertemente correlacionada con la disponibilidad de agua en el suelo. De esto se puede concluir que el crecimiento de la planta responde más al potencial hídrico del suelo que a cualquier otro factor. En las figuras 2.15 y 2.16 puede apreciarse que actividades que determinan el crecimiento de la planta como la pérdida de la turgencia celular y las reducciones de la velocidad de la expansión celular, la síntesis de la pared celular y las proteínas y el proceso de fotosíntesis se inician con déficit hídricos equivalentes a potenciales hídricos por debajo de -0.3 MPa, lo que demuestra que el crecimiento vegetal es muy sensible a la deficiencia de agua en los tejidos vegetales. Estos efectos se traducen en reducciones drásticas de los rendimientos agrícolas, como se pone de manifiesto en la relación existente entre el rendimiento del maíz y el número de días con agua disponible para el crecimiento (Figura 2.17).

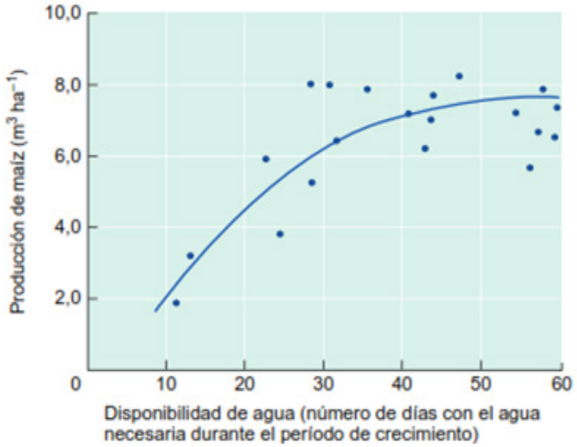


Figura 2.17. Relación entre el rendimiento del maíz y el número de días con agua disponible para el crecimiento. Fuente: Taíz y Zeiger (2006).

Por lo anterior, al medir el crecimiento expresado en altura, producción de materia seca, grosor, área foliar, cantidad e intensidad de los flujos de crecimiento, en fin, cualquiera que sea el indicador empleado, siempre se encuentra que el crecimiento disminuye cuando se desarrolla un déficit hídrico interno elevado, lo que es consecuencia de la baja disponibilidad de agua en el suelo en que crecen las plantas, tal como se muestra en la Tabla 2.22.

Tabla 2.22. Efecto de la disponibilidad de agua y el déficit hídrico sobre el crecimiento en posturas de *Citrus* durante la fase de vivero

Indicadores	40 %	60 %	80 %
Déficit hídrico en las hojas	14,32	10,85	8,60
Masa seca de la postura (g)	62,87	96,82	119,37
Masa seca de la raíz (g)	20,99	32,69	35,95
Masa seca del tallo (g)	24,69	37,37	50,05
Masa seca de las hojas (g)	17,23	26,76	33,37
Área foliar de la postura (dm^2)	15,04	22,97	28,44
Grosor del cuello de la raíz (cm)	1,32	1,48	1,64
Grosor del cuello del tallo (cm)	1,18	1,32	1,44
Grosor de la zona de injerto (cm)	0,91	1,12	1,26
Fuente: Torres (1977)			

Los bajos potenciales hídricos que se desarrollan en las plantas debido a la deficiencia de agua en el suelo afectan el crecimiento foliar, caular, floral y al fruto. El crecimiento y desarrollo del aparato foliar está fuertemente influido por el estrés hídrico, siendo común en condiciones de sequía observar que las hojas se enrollan o pliegan y en muchas ocasiones las plantas dejan caer sus hojas. Cuando las plantas crecen en condiciones de baja disponibilidad de agua, se originan altos déficits hídricos permanentes que reducen las dimensiones de las hojas (longitud y ancho) por reducción del crecimiento en expansión; las hojas entonces son pequeñas y de menor área foliar que las de las plantas que crecen en condiciones de buena humedad en el suelo, lo cual puede observarse en los datos obtenidos por Torres (1977) en posturas de *Citrus* durante la fase de vivero (Tabla 2.23).

Tabla 2.23. Efectos del déficit hídrico sobre las dimensiones de las hojas y el incremento del área foliar en posturas de *Citrus*

Indicador	40 % CMR	60 % CMR	80 % CMR
Déficit hídrico foliar	14,32	10,85	8,80
Longitud máxima de la hoja (mm)	63,2	82,2	80,2
Ancho máximo de la hoja (mm)	35,5	44,7	48,0
Incremento del área foliar de la postura (cm^2)	6,75	14,39	22,32
Fuente: Torres (1977)			

Se ha encontrado que la intensidad de la fotosíntesis, prácticamente en todo el reino vegetal, se reduce marcadamente cuando disminuye la cantidad de agua asimilable en el suelo. A manera de ejemplo se cita la investigación de Niesterovich y Deriuguina (1972) en más de 40 especies forestales en estadio juvenil, que demostró que la fotosíntesis puede disminuir en un 50-80 % su valor normal, aun cuando la humedad del suelo no haya alcanzado lo correspondiente al coeficiente de marchitez. Esta respuesta de la fotosíntesis al decrecimiento del potencial hídrico en el suelo se debe a la aparición de déficit hídrico en las hojas. Se sabe que la fotosíntesis decae bruscamente en las hojas de diferentes especies de plantas (col, tomate, pino, caña de azúcar, cítricos y otras) por el decrecimiento del potencial hídrico entre -4 a -6 bar. Los potenciales hídricos bajos disminuyen la apertura estomatal o pueden originar el cierre de los estomas, lo que implica una reducción de la asimilación de CO_2, disminución de la actividad enzimática y la síntesis de pigmentos fotosintéticos, y trastornos en el flujo de los asimilatos.

El proceso de respiración en los tejidos y órganos de la planta está regulado en grado considerable por la hidratación celular. Sin embargo, la respuesta de la respiración a la disminución del potencial hídrico es compleja y puede decirse que sobre esta problemática hay aún que aclarar muchos aspectos. Un buen ejemplo de la dependencia existente entre la respiración y el nivel de hidratación celular se manifiesta muy claramente durante el proceso de germinación de la semilla: cuando el contenido de agua de la semilla no sobrepasa el 10-12 %, la intensidad de la respiración es muy lenta, pero incrementos posteriores de la hidratación aumentan marcadamente la respiración.

La intensidad de la respuesta respiratoria al estrés hídrico es variable entre las especies; en las plantas de una misma especie sus órganos y tejidos difieren en la intensidad con que responden al decrecimiento del potencial hídrico de las células. Jarvis y Jarvis (1965) encontraron una actividad respiratoria inicial muy alta en las raíces de álamo, abedul, abeto y pino. Por otra parte, Rubin (1984) señaló que la deshidratación progresiva (100 %, 87 %, 78,8 % y 72,4 %), en los tejidos foliares de la remolacha azucarera incrementó sustancialmente la IR, en el orden respectivo de 100 %, 121,3 %, 188,4 % y 240 %.

Otras veces se ha observado que el decrecimiento del potencial hídrico causa una depresión de la intensidad respiratoria, lo cual se explica por una carencia de sustratos respiratorios originada por la disminución de la actividad fotosintética; pero luego la intensidad respiratoria se incrementa anormalmente, lo cual se atribuye a que el almidón se convierte en azúcares, que constituyen excelentes sustratos respiratorios. Varios investigadores han encontrado que el efecto primario en la raíz, consecuencia de un bajo potencial hídrico en el suelo, es la interrupción de la fosforilación, lo que conduce a la disminución de ATP, ésteres de azúcares fosfatados, ARN, ADN y finalmente la supresión de la síntesis proteica. En relación con este problema Kursanov (1960) (citado por Rubin, 1984) concluyó que el estrés hídrico desacopla la oxidación y la fosforilación, y que los cambios que se observan en los carbohidratos y aminoácidos sugieren que la sequía edáfica contribuye a la conservación de azúcares, bloqueando la glicólisis y el ciclo de Krebs. Según Gueorguiev (1969) (citado por Rubin, 1984) el modo de reacción del proceso respiratorio de las plantas al estrés hídrico depende de sus cualidades hereditarias, así como de las condiciones en que se cultivan; no obstante, muchos especialistas señalan que el nivel de hidratación regula la actividad respiratoria, a través de sus efectos sobre las múltiples reacciones enzimáticas que componen al proceso, debido a que tanto la estructura como la función enzimática están sujetas al estado del agua en la planta. Sin embargo Iljin (1955), con respecto a los efectos de la sequía sobre la respiración, se aproximó a diferenciar una fase de reacción y una fase de restitución cuando expresó "puede ser asumido que la desecación de la planta pasa a través de diferentes fases; al principio el catabolismo se incrementa y alcanza gradualmente un máximo y cuando el déficit hídrico es excesivo el catabolismo cae por debajo de su valor normal". También Kursanov (1960) (citado por Rubin, 1984) reconoció la existencia de dos fases de respuesta de la respiración al estrés hídrico. Por otra parte, según Stocker (1961) (citado por Niesterovich y Dieruguina, 1972), durante la desecación la respiración tiene las fases de reacción, restitución y endurecimiento, caracterizadas por incrementos de la actividad hidrolítica durante la primera fase con aumento de la intensidad, decrecimiento durante la segunda y caída por debajo de su nivel normal en la fase de endurecimiento. La fase de reacción está caracterizada por incrementos de la actividad hidrolítica y oxidativa, mientras que en la fase de restitución se fortalece la estructura acompañada por incrementos en la actividad sintética y reductiva. Todo indica que para deficiencias hídricas equivalentes a potenciales hídricos entre -0.5 y -1.5 MPa la velocidad de la respiración se acelera intensamente.

Se puede afirmar que los efectos del estrés hídrico sobre la actividad enzimática implican grandes cambios en todo el vegetal. La disminución del potencial hídrico interno modifica la estructura y función de las enzimas, estimula la actividad en unos casos y la deprime en otros, por lo que a nivel del protoplasma celular se provocan cambios extensivos a todo el metabolismo vegetal. Un ejemplo que revela la actividad enzimática en relación con el estado hídrico del protoplasma lo muestra Doroganevskaya (1956) (citada por Niesterovich y Dieruguina, 1972) referido a la actividad de la catalasa, la cual utiliza como una medida de la intensidad y productividad del metabolismo: la catalasa en condiciones secas en días calientes alcanza su actividad óptima temprano en la mañana, su mínimo al mediodía y se incrementa

nuevamente en la tarde; en cambio, en condiciones de mayor humedad tiene un curso diario uniforme.

La reducción del potencial hídrico en las plantas disminuye el flujo de las sustancias orgánicas. El uso del C^{14} en los estudios para determinar la velocidad del movimiento de los asimilatos ha demostrado que este proceso disminuye con el decrecimiento del potencial hídrico en las plantas de girasol y caña de azúcar.

La influencia de la deficiencia hídrica interna sobre el metabolismo proteico ha sido investigada con amplitud y profundidad por muchos autores en todo el mundo. El decrecimiento del potencial hídrico interno cambia la concentración del equilibrio entre proteínas y aminoácidos a favor de estos últimos. La reducción del potencial hídrico disminuye la intensidad neta de formación de proteínas; incluso, el estrés también puede bloquear la síntesis de aminoácidos y en general incrementa el nivel de aminoácidos libres. Especialmente sufren incrementos sustanciales los niveles de prolina libre y las amidas, por lo que el nivel de prolina en las plantas se utiliza como indicador de la deficiencia de agua. La alteración del metabolismo proteico que acarrea el déficit hídrico interno de las plantas se debe a que la actividad sintética de las proteasas se debilita y puede desaparecer completamente en las variedades sensibles a la sequía. La proteolisis en las hojas por efecto del decrecimiento del potencial hídrico conduce a un incremento de los compuestos nitrogenados solubles de bajo peso molecular (aminoácidos y compuestos amídicos) y proteínas solubles, pudiendo aumentar también los niveles de nitratos.

El metabolismo de los ácidos nucleicos también se altera por efecto de la disminución del potencial hídrico en los diferentes órganos. En diferentes especies de plantas como el tomate, la remolacha, el algodón, el girasol, el frijol y otras, se ha demostrado que el déficit hídrico reduce el contenido de ADN y ARN. Algunos trabajos demuestran que es resultado de la aceleración de la degradación (Slavik, 1974) y otros debido a la reducción de la actividad de síntesis. También en estos casos se ha demostrado que en las plantas no regadas se incrementa la actividad de la RNasa (Crafts, 1968). Asimismo, la composición de nucleótidos en el ADN y ARN se altera en las plantas sujetas a estrés hídrico.

2.10. Respuestas de indicadores de la fisiología de las relaciones hídricas al cambio climático

Albert et al. (2011) al investigar los efectos interactivos de periodos de estrés hídrico, aumentos de temperatura y elevadas concentraciones de CO_2 mediante análisis multivariado, encontraron que estos factores afectan negativamente procesos de desempeño fisiológico de una forma que no se puede apreciar en análisis simples, por cuanto la interacción de estos factores depende de las estrategias de crecimiento de las plantas estudiadas y de su capacidad de adaptarse a las condiciones de falta de agua, como es el caso de especies invasoras con tolerancia térmica del fotosistema II (Godoy et al., 2011).

Para diferentes autores, como Yepes y Silveira (2011) los estudios de las respuestas de plantas que se desarrollan en lugares con altas concentraciones de gas carbónico sugieren que estas condiciones pueden beneficiar su crecimiento. Sin embargo, las interacciones con otros factores, como la temperatura y la disponibilidad de nutrientes, alteran el aumento de la fotosíntesis, constituyendo estas condiciones el nuevo foco de estudio. No obstante, se ha observado que las plantas que crecen a altas concentraciones de CO_2 en general aumentan las tasas de asimilación neta de CO_2 y de biomasa. Sobre este tema, Poorter y Navas (2003) comprobaron un aumento del 45 % de biomasa en especies de herbáceas C_3, 48% en arbóreas C_3, 23 % en plantas CAM y 12 % en plantas C_4 que crecieron en altos contenidos de CO_2. Aunque no se sabe a ciencia cierta cuáles son los procesos responsables en plantas C_4, se ha observado un aumento en la fotosíntesis y, por consiguiente, un incremento en la tasa de crecimiento asociado a condiciones de estrés hídrico para maíz (Leakey et al., 2009).

Es un hecho conocido que el comportamiento de las relaciones hídricas en la planta también se modifica (Saxe et al., 1998) por la elevada concentración de CO_2, y al igual que la fotosíntesis son dependientes de la disponibilidad de otros recursos limitantes (Stitt y Krapp, 1999) entre los que la disponibilidad de agua se considera como el principal factor limitante para el crecimiento y la productividad de los vegetales. Por todo esto, la interacción entre el elevado CO_2 y el agua del suelo es un aspecto importante en la fisiología de la planta y se ha constituido como una línea de investigación priorizada en los últimos años (Buckeridge et al., 2008; Leakey et al., 2009; Robredo, 2011; Yepes y Silveira, 2011) bajo las condiciones que se están imponiendo por el cambio climático.

Diversos autores citan como muy relacionados con la fisiología de las relaciones hídricas al índice, la densidad estomática y la conductancia estomatal, que se modifican por acción del cambio climático. Se reconoce la reducción de la conductancia estomática y el aumento de la eficiencia del uso del agua por efecto del cambio climático (Long et al., 2006; Buckeridge et al., 2008; Leakey et al., 2009). Yepes y Silveira (2011) señalan que los estudios de simulación apuntan a efectos benéficos del cambio climático en la hoja en ambientes con alto CO_2 al producir un aumento de la fotosíntesis y un mejor uso del agua, debido al cierre estomático.

Hace dos décadas, Samarakoon y Gifford (1995) habían indicado que el contenido hídrico del suelo puede aumentar, disminuir o incluso no afectarse por la elevación del nivel de CO_2 atmósferico, dependiendo de la relación entre el aumento del área foliar y el cierre estomático en respuesta al elevado CO_2. Robredo (2011) investigando la repuesta de plantas de cebada a la interracción sequía-elevado CO2 observó que durante el periodo de sequía, el elevado CO_2 retrasó en 3-4 días el agotamiento del contenido hídrico del suelo, y que esa menor tasa de desecación del suelo estuvo en concordancia con menores tasas de transpiración en las plantas crecidas en elevadas concentraciones de CO_2, aun cuando el área foliar era mayor que en las plantas crecidas a concentraciones ambientales de CO_2. Similar comportamiento del agua del suelo ha sido observado en otras especies como soja (Rogers et al., 1984), maíz (Samarakoon y Gifford, 1995) y arroz (Vu et al., 1998). Este desecamiento más lento del suelo o conservación de la humedad podría ser suficiente para prolongar el periodo de fotosíntesis y crecimiento cuando el agua llega a ser limitante, como ha sido demostrado por diferentes autores.

El contenido hídrico relativo foliar (CHR) en el cultivo de cebada es superior ante una elevada concentración de CO_2 con resepecto a la concentración ambiental de este gas, por lo que la tasa de uso del agua fue significativamente mayor (Robredo, 2011). Este autor además observó la mayor tasa de transpiración en plantas crecidas a concentraciones ambientales de CO_2 comparada con la que ocurre en elevado CO_2, tanto en condiciones de riego como de sequía. Esto dio lugar a una disminución más rápida del contenido hídrico del suelo y, por lo tanto, a una mayor disminución del CHR foliar al final de cada uno de los periodos de sequía edáfica. Por ello,se ha propuesto que el CO_2 elevado mejora, atenúa o compensa el impacto negativo de la sequía en el crecimiento vegetal (Wullschleger et al., 2002) permitiendo a las plantas permanecer turgentes y funcionales durante un periodo más largo (Centritto et al., 1999).

El potencial hídrico foliar y sus componentes presentan diferencias en su respuesta a la elevación de la concentración CO_2 atmosférico. Robredo (2011) encontró que en la cebada sometida a sequía, el potencial hídrico al amanecer y al mediodía fue siempre superior en las plantas sometidas a elevada concentración de CO_2 que en las que crecían en la concentración ambiental. En cambio, en condiciones de riego el potencial osmótico fue ligeramente superior a concentración ambiental; sin embargo en condiciones de sequía y elevada concentración de CO_2 fue significativamente mayor que a concentración de CO_2 ambiental. Por otra parte en condiciones de sequía el potencial de presión no sufrió alteración para las plantas, independientemente de la concentración de CO_2.

Es de significar que la respuesta del potencial hídrico foliar al CO_2 elevado en suelos bien regados es variable. Así, se han descrito potenciales más altos, invariables y más bajos, lo que sugiere que la reducción de la conductancia estomatal inducida por el elevado CO_2 podría ayudar a mantener un potencial hídrico más elevado. En diferentes estudios para distintas especies se ha demostrado un uso del agua considerablemente menor ante el elevado CO_2, y como consecuencia la hidratación del suelo se puede conservar durante un periodo de tiempo mayor; de esa manera se pospondría la imposición de la sequía y se prolongaría el periodo de crecimiento de las plantas con la consiguiente mayor producción de biomasa.

La cantidad de estomas está fuertemente controlada por señales ambientales que incluyen la luz y las presiones parciales de CO_2. El desarrollo celular de la epidermis durante la fase temprana del crecimiento foliar involucra cambios tanto en la densidad de las células de la superficie como en la proporción de células que se destinan a ser estomas (Lake et al., 2001, 2002). Entre los cambios que ocurren, existen evidencias de señalización a larga distancia de hojas maduras para modificar tanto la densidad como el índice estomático en las hojas jóvenes en expansión (Lake et al., 2001).

Robredo (2011), investigando los efectos de la alta concentración de CO_2 y la sequía en el cultivo de la cebada sobre la fisiología de las relaciones hídricas, concluye que:

º El elevado CO_2 permite mantener un contenido hídrico del suelo mayor en condiciones de restricción hídrica. Esta mayor cantidad de agua edáfica y la menor transpiración que presenta la parte aérea aparentemente mejoran el potencial hídrico de la hoja, a pesar de que la conductancia hidráulica se ve reducida en las plantas creciendo bajo elevada concentración de CO_2.

º La baja tasa transpiratoria coadyuvó a mantener un mayor contenido hídrico foliar, ya que también disminuyó considerablemente la transpiración total por planta, contribuyendo a una mayor eficiencia en el uso del agua, a pesar de que el contenido hídrico disminuyó notablemente después de suprimir el riego. De este modo, durante un mismo periodo de sequía, el mayor contenido hídrico relativo foliar de plantas bajo elevado CO_2 comparado con plantas que crecen a concentración ambiental de este gas podría estar causado por un mejor mantenimiento del agua en el suelo y por las menores perdidas transpiratorias, teniendo esta hipótesis más fuerza que la debida al ajuste osmótico.

º Las plantas mostraron recuperación en los parámetros hídricos analizados tras el riego después de haber permanecido en sequía, lo que mostró que el daño provocado por la sequía era reversible.

º Al crecer las plantas bajo condiciones atmosféricas de elevado CO_2 se mitigarían o retrasarían los efectos negativos de la sequía en el estado hídrico.

Lecturas recomendadas

º Azcón-Bieto, J. y Talón, M. Fundamentos de Fisiología Vegetal. 2da Edición. Madrid. MacGraw-Hill Interamericana. 2008. 639 pp.
º Bidwell, R. G. S. Fisiología Vegetal. Segunda reimpresión en español. México DF. A.G.T. Editor S. A. 1993. 784 pp.
º Taíz, L. y Zeiger, E. Fisiología Vegetal. Volumen I y II. Publicacions de la Universitat Jaume I. 2006. 1265 pp.

2.12. Bibliografía

º Albert, K. R., Mikkelsen, T. N., Michelsen, A., Ro-Poulsen, H. y van der Linden, L. Interactive effects of drought, elevated CO2 and warming on photosynthetic capacity and photosystem performance in temperate heath plants. Journal of Plant Physiology (2011). 168, 1550-1561.
º Albrigo, L. G. Rootstocks affect' 'Valencia' orange fruit quality and water balance. Proc. Intern. Soc. Citriculture (1977). I, 62-65.
º Angladette, A. El Arroz. Barcelona. Editorial Blume. 1969. 867 pp.
º Baeyens, J. Nutrición de las plantas de cultivo. Madrid. Ed. Lemus. 1970. 631 pp.
º Bauer, H., Ache, P., Lautner, S., Fromm, J., Hartung, W., Al-Rasheid, K. A., Sonnewald, S., Sonnewald, U., Kneitz, S., Lachmann, N., Mendel, R. R., Bittner, F., Hetherington, A. M. y Hedrich, R. The stomatal response to reduced relative humidity requires guard cell autonomous ABA synthesis. Curr. Biol. (2013). 23, 53-57.
º Brodribb, T. J y McAdam, S. Passive origins of stomatal control in vascular plants. Science (2011). 331, 582-585.
º Brodribb, T. J. y McAdam, S. Abscisic acid mediates a divergence in the drought response of two conifers. Plant Physiol. (2013) 162, 1370-1377.
º Buckeridge, M. S., Aidar, M., Martinez, C. y Silva, E. (2008). Respostas das plantas às mudanças climáticas. En: Buckeridge, M. S. (Ed.). Biologia & as mudanças climáticas (pp. 78-91). São Paulo, Rima Editora.
º Buckley, T. N. The control of stomata by water balance. New Phytol. (2005). 168, 275-292.

º Bukin. V. Algunos aspectos fisiológicos del diagnóstico de los períodos óptimos para el riego de los cultivos agrícolas. IV Seminario Científico del INCA (1983). Conferencia. 1-27.
º Caldwell, M. M. Plant gas exchange at high speeds. Plant Physiology (1970). 46, 535-537.
º Camacho, B. S., Kaufmann, M. R. y Hall, A. E. Leaf water potential response to transpiration by Citrus. Physiol. Plant. (1974). 31, 101-105.
º Centritto, M., Magnani, F., Lee, H. S. y Jarvis, P. G. Interactive effects of elevated [CO2] and drought on cherry (Prunus avium) seedlings. II. Photosynthetic capacity and water relations. New Phytologist (1999). 141 (1), 141-153.
º Chandler, W. R. Frutales de hojas perenne. México, D. F. UTEHA. 1962. 666 pp.
º Chater, C., Gray, J. E. y Beerling, D. J. Early evolutionary acquisition of stomatal control and development gene signalling networks. Curr. Opin. Plant Biol. (2013). 16, 638-646.
º Chaumont, F. y Tyerman, D. Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. Plant Physiology (2014). 164, 1600-1618.
º Chen, Z. H., Hills, A., Bätz, U., Amtmann, A., Lew, V. L. y Blatt, M. R. Systems dynamic modeling of the stomatal guard cell predicts emergent behaviors in transport, signaling, and volume control. Plant Physiol. (2012). 159, 1235-1251.
º Comisión Nacional de Riego (2001). Ministerio de Agricultura. Gobierno de Chile. Chile.
º Crafts, A. S. (1968). Water structure and water in the plant body. En: Water deficits and plant growth (Cap.I, pp. 23-45). New York, Academic Press.
º Damour, G., Simonneau, T., Cochard, H. y Urban, L. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. Plant Cell Environ. (2010). 33, 1419-1438.
º Davies, W. J., Gill, K. y Halliday, G. The influence of wind on the behaviour of stomata of photosynthetic stems of Cytisus scoparius (L.) Link. Annals of Botany (1978). 42, 1149-1154.
º Dreyer, I., Gomez-Porras, J. L., Riaño-Pachón, D. M., Hedrich, R. y Geiger, D. Molecular evolution of slow and quick anion channels (SLACs and QUACs/ALMTs). Front Plant Sci (2013). 3, 263.
º Ferreyra, R., Selles, G., Silva, H., Ahumada, R., Muñoz, I. y Muñoz, V. Efecto del agua aplicada en las relaciones hídricas y productividad de la vid Crimson Seedless. Pesq. Agropec. Brasileira (2006). 41 (7), 1109-1118.
º García, A. L, Cun, R. y Montero, L. Efecto de la hora del día en el potencial hídrico foliar del sorgo y su relación con la humedad en el suelo. Revista Ciencias Técnicas Agropecuarias (2010). 19 (3), 7-11.

º Gardner, W. R. Relation of root distribution to water uptake and availability. Agronomy Journal (1964). 56 (1), 41-45.
º Geiger, D., Maierhofer, T., Al-Rasheid, K. A., Scherzer, S., Mumm, P., Liese, A., Ache, P., Wellmann, C., Marten, I., Grill, E., Romeis, T. y Hedrich, R. Stomatal closure by fast abscisic acid signaling is mediated by the guard cell anion channel SLAH3 and the receptor RCAR1. Sci. Signal. (2011). 4 (173), ra32-ra32.
º Geiger, D., Scherzer, S., Mumm, P., Stange, A., Marten, I., Bauer, H., Ache, P., Matschi, S., Liese, A., Al-Rasheid, K. A., Romeis, T. y Hedrich, R. Activity of guard cell anion channel SLAC1 is controlled by drought-stress signaling kinasephosphatase pair. Proc. Natl. Acad. Sci. USA (2009). 106, 21425-21430.
º Girona, J., Mata, M., Del Campo, J., Arbonés, A., Bartra, E. y Marsal, J. The use of midday leaf water potential for scheduling deficit irrigation in vineyards. Irrigation Science (2006). 24: 115-127.
º Godoy, O., de Lemos-Filho, J. P. y Valladares, F. Invasive species can handle leaf temperature under water stress than Mediterranean natives. Environmental and Experimental Botany (2011). 71, 207-214.
º Golberg, A. D. El viento y la vida de las plantas. Rev. FCA UNCuyo (2010). 42 (1), 221-243.
º Gomes, D., Agasse, A., Thiébaud, P., Delrot, S., Gerós, H., y Chaumont, F. Aquaporins are multifunctional water and solute transporters highly divergent in living organisms. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biomembranes (2009). 1788 (6), 1213-1228.
º González, A. M. R. Caracterización fotosintética de árboles de la laurisilva canaria (Laurus azorica, Persea indica y Myrica faya). Tesis de Doctorado en Ciencias. Tenerife. España. Universidad de la Laguna (1998). 233 pp.
º Guardiola, J. L. y García, A. (1991). Absorción y transporte del agua. Transpiración. En: Fisiología Vegetal I: Nutrición y transporte. (pp. 65-123). Madrid, Síntesis.
º Heath, O. V. S. y Orchard, B. Temperature effects on the minimum intercellular-space CO2-concentration. Nature (1957) 180, 180-182.
º Heath, O. V. S. y Russell, J. Studies in stomatal behaviour. VI. An investigation of the light responses of wheat stomata with the attempted elimination of control by the mesophyll. J. Exp. Bot. (1954). 5, 269.
º Hedrich, R. Ion channels in plants. Physiol. Rev. (2012). 92, 1777-1811.
º Hills, A., Chen, Z. H., Amtmann, A., Blatt, M. R. y Lew, V. L. OnGuard, a computational platform for quantitative kinetic modeling of guard cell physiology. Plant Physiol. (2012). 159, 1026-1042.
º Iljin, W. S. El agua y los procesos vitales de la planta. Caracas. Ed. MAC. 1955. 96 pp.
º Jarvis, P. G. y Jarvis, M. S. (1965). The water relations of trees seedlings. V. Growth and Root Respiration in Relation to Osmotic Potential of the Root Medium. En: Water Stress in Plants (pp. 167-183). Países Bajos, Springer.
º Koo, R. C. y Sites, J. W. Results of research and response of citrus to suplemental irrigation. Proc. Florida Soil Science Society (1955). 15: 180-190.
º Kramer; P. J. Water relations of plants. New York, Academic Press. 1983.
º Kremer, C. y Stöckle, C. Assessing the transferability of transpiration- use efficiency models of biomass production. Chilean Journal of Agricultural Research (2012). 72 (1), 10-15.
º Imamura, S. Investigations on the mechanism of the turgor fluctuations of the gap opening closure cells. Jap. J. Bot. (1943). 12, 252.
º Lake, J. A., Quick, W. P., Beerling, D. J. y Woodward, F. I. Signals from mature to new leaves. Nature (2001). 411, 154-155.
º Lake, J. A., Woodward, F. I. y Quick, W. P. Long distance CO2 signaling in plants. Journal of Experimental Botany (2002). 53, 183-193.
º Lawson, T. y Blatt, M. R. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. Plant Physiology (2014). 164, 1556-1570.
º Leakey, A. D. B., Ainsworth, E. A., Bernacchi, C. J., Rogers, A., Long, S. y Ort., D. R. Elevated CO2 effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. Journal of Experimental Botany (2009). 60, 2859-2876.
º Levitt, J. Plant Physiology. New York. Prentice-Hall. 1954. 172 pp.
º Li, G., Santoni, V. y Maurel, C. Plant aquaporins: Roles in plant physiology. BBA-General Subjects (2014). 1840 (5), 1574-1582.
º Long, S. P., Ainsworth, E. A., Bernacchi, C. J., Davey, P. A., Morgan, P. B., Hymus, G. Y.,. Leakey, A. y Osborne, C. P. (2006). Long-term responses of photosynthesis and stomata to elevated [CO2] in managed systems, En: Nösberger J., S.P., Long, R.J. Norby, M. Stitt, G.R. Hendrey, H. Blum (eds.). Managed Ecosystems and CO2. Case Studies, Processes and Perspectives (pp. 253-270). Heidelberg, Springer-Verlag.
º López, R., Ojeda, W., López, A. y Catalán, E. Método de pulso de calor y flujo de savia para medir la transpiración en el cultivo del cacao. Revista Chapingo Serie Zonas Áridas, (2012). doi: 10.5154/r.rchsza.2012.06.023.
º Maurel, C., Javot, H., Lauvergeat, V., Gerbeau, P., Tournaire, C., Santoni, V. y Heyes, J. Molecular physiology of aquaporins in plants. Int. Rev. Cytol. (2002). 215, 105-148.
º Maurel, C., Reizer, J., Schroeder, J. I. y Chrispeels, M. J. The vacuolar membrane protein gamma-TIP creates water specifc channels in Xenopus oocytes. EMBO Journal (1993). 12, 2241-2247.

º Maximov, N. A. Fisiología Vegetal. Buenos Aires, Acme Agency. Soc. Resp. Ltda. 1952. 433 pp.
º Miller, L. N. Plant Physiology. New York. McGraw-Hill. 1938. 1201 pp.
º Niesterovich, N. D y Deriuguina, F. F. Las plantas forestales y la humedad del suelo. Minsk. Ed. Ciencia y Técnica. 1972.
º R. A. Olson, Thompson, C. A., Grabouski, P. H. Stukenholtz, D. D., Frank, K. D. y Dreier, A. F. Water requirement of grain crops as modified by fertilizer use. Agronomy Journal (1964). 56, 427-432.
º Outlaw, W. H. Integration of cellular and physiological functions of guard cells. Critical Reviews in Plant Sciences (2003). 22 (6), 503-529.
º Poorter, H. y Navas M. L. Plant growth and competition at elevated CO2: winners, losers and functional groups. New Phytologist (2003). 157, 175–198.
º Revilla, G. y Zarra, I. (2001). La Fisiología Vegetal y su impacto social. La célula vegetal. En: Azcón-Bieto, J. y Talón, M. Fundamentos de Fisiología Vegetal (Capítulo 1; pp. 1-16). 2da Edición. Barcelona, McGraw-Hill.
º Robredo, A. Mecanismos fisiológicos de respuesta de la cebada al impacto de la sequía y el elevado CO2 - Adaptación al cambio climático. Tesis de Doctorado en Ciencias. País Vasco. España. Universidad del País Vasco (2011). 251 pp.
º Rogers, H. H., Sionit, N., Cure, J. D., Smith, J. M. y Bingham, G. E. Influence of elevated carbon dioxide on water relations of soybeans. Plant Physiology (1984). 74 (2), 233-238.
º Roque A. D. y Ribeiro, G. N. (2006). Elementos essenciais e benéficos. Pág 1-5. En: Fernandes M. S. (ed.). Nutrição Mineral de Plantas (pp. 1-5). Vicosa, Sociedade Brasileira de Ciencia do Solo.
º Rubin, B. A. (1984). Recambio hídrico en el organismo vegetal. En: Curso de Fisiología Vegetal (pp. 371-400). Moscú, Editora Vnestorgizdat.
º Ryser, P. The mysterious root length. Plant and Soil (2006). 286 (1), 1-6.
º Salisbury, F. B. y Ross, C. W. Fisiología Vegetal. México, Grupo Editorial Iberoamericana. 1994. 759 pp.
º Samarakoon, A. B., Gifford, R. M. Soil water content under plants at high CO2 concentration and interactions with the direct CO2 effects: a species comparison. Journal of Biogeography (1995). 22, 193-202.
º Sánchez-Díaz, M. y Aguirreolea, J. (2001). Relaciones hídricas. En: Azcón-Bieto, J. y M. Talón (eds). Fisiología y Bioquímica Vegetal (Capítulo 3; pp. 49-90). Valencia, McGraw-Hill.
º Saxe, H., Ellksworth, D. S. y Heath, J. Transley Review: Tree and Forest functioning in an enriched CO2 atmosphere. New Phytologist (1998). 139, 395-436.
º Schäffner, A. R. Aquaporin function, structure, and expression: are there more surprises to surface in water relations? Planta (1998). 204 (2), 131-139.
º Scholander, P. F., Hammel, H. T., Bradstreet, E. D. y Hemmingsen, E. A. Sap pressure in vascular plants. Science (1965). 148, 339-346.
º Scott, A., McAdam, M. y Brodribb, T. J. Separating active and passive influences on stomatal control of transpiration. Plant Physiology (2014). 164, 1578-1586.
º Shimazaki, K.I., Doi, M., Assmann, S. M. y Kinoshita, T. Light regulation of stomatal movement. Ann. Rev. Plant Biol. (2007). 58, 219-247.
º Slatyer, R. O. Plant Water Relationships. Londres, Academic Press. 1967. 378 pp.
º Slavik, B. Methods of studying plant water relations. Berlin, Springer-Verlag. 1974. 449 pp.
º Stitt, M., y Krapp, A. The interaction between elevated carbon dioxide and nitrogen nutrition: the physiological and molecular background. Plant, Cell & Environment (1999). 22 (6), 583-621.
º Syvertsen, J. P. Hydraulic conductivity of four commercial Citrus rootstocks. J. Amer. Soc. Hort. Sci. (1981). 106 (3), 378-381.
º Taíz, L. y Zeiger, E. Fisiología Vegetal. Castellón, Universitat Jaume I. 2006. 1338 pp.
º Torres, A. Spotreaba vody citrusovich rastlin prismeny obasahu vody a zivin. Celostatny dendrofysiologycky Seminar, Zbornik, Eslovaquia. (1977). 130-135.
º Torres, A. Influencia de la humedad del suelo y la fertilización sobre el régimen hídrico de las posturas cítricas. I-Consumo de agua por transpiración. Agrotecnia de Cuba (1980). 12 (1), 11-18.
º Torres, A. y Zabala, M. Comportamiento de la intensidad de la transpiración y el déficit hídrico en plantas jóvenes de cítricos. Cienc. Agrop. Ser. Ing. (1976). 23, 1-9.
º Torres, A., Rodríguez, B. R. y García, L. Efectos de la especie, el patrón y la fenofase en las relaciones hídricas de los árboles de cítricos. Anuario Electrónico UNAH (2003). ISBN: 16-0167-0. pp. 1-20.
º Torres, A., Vento, H., Guedes, E., y Valdés, F. Algunos estudios de la transpiración del Citrus aurantifolia. Ciencia y Técnica en la Agricultura. Cítricos y Otros Frutales (1978). 1 (4), 115-125.
º Tudela, D. y Tadeo, F. R. (1993). Respuestas y adaptaciones de las plantas al estrés. En: Fisiología y Bioquímica Vegetal (pp. 537-553). España, Mc Graw-Hill-Interamericana.
º Vu, J. C., Baker, J. T., Pennanen, A. H., Allen Jr, L. H., Bowes, G., y Boote, K. J. Elevated CO2 and water deficit effects on photosynthesis, ribulose bisphosphate carboxylase

º oxygenase, and carbohydrate metabolism in rice. Physiologia Plantarum (1998). 103 (3), 327-339.
º Walter, H., y Stadelmann, E. A new approach to the water relations of desert plants. Desert Biology (1974). 2, 213-310.
º Wang, Y., Hills, A. and Blatt, M. R. Systems analysis of guard cell membrane transport for enhanced stomatal dynamics and wateruse efficiency. Plant Physiology (2014). 164, 1593-1599.
º Weig, A., Deswarte, C. y Chrispeels, M. J. The major intrinsic protein family of Arabidopsis has 23 members that form three distinct groups with functional aquaporins in each group. Plant Physiology (1997). 114 (4), 1347-1357.
º Willmer, C. y Fricker, M. Stomata. 2da Edición. Londres, Chapman & Hall. 1996. 356 pp.
º Wilson, C. C. The effect of some environmental factors on the movements of guard cells. Plant Physiology (1948). 23 (1), 5.
º Wullschleger, S. D., Tschaplinski, T. J., Norby, R. J. Plant water relations at elevated CO2–implications for water-limited environments. Plant, Cell & Environment (2002). 25 (2), 319-331.
º Yasutake, D., Kitano, M., Araki, T., Nagasuga, K., Kawano, T. y Hamakoga, M. Stomatal response to wind on abaxial and adaxial surfaces of cucumber leaf under different humidity conditions. Biotronics (2001). 30, 103-114.
º Yepes, A y Silveira, M. B. Respuestas de las plantas ante los factores ambientales del cambio climático global – revisión. Colombia Forestal (2011). 14 (2), 213-232.

Actividades

1. ¿Cómo se produce la absorción del agua y que factores afectan a este proceso?
2. ¿Cuál es la definición de balance hídrico, qué procesos lo determinan y qué incidencia tiene su alteración sobre la actividad fisiológica de la planta?
3. ¿Por qué es preciso regar antes y después de realizar la fertilización mineral?
4. Desde el punto de vista de la fisiología de las relaciones hídricas ¿qué importancia tienen el laboreo de los suelos, la ruptura de los "pisos de arado" y la evitación de su compactación?
5. ¿Qué importancia tiene mantener adecuados niveles de materia orgánica en los suelos para la fisiología de las relaciones hídricas?

2.14. Resumen

La cantidad de agua aprovechable por la planta que un suelo puede retener está determinada por sus propiedades físicas, químicas y biológicas. Entre las características y propiedades de los suelos que influyen en la cantidad de agua asimilable están su textura, estructura, fertilidad, temperatura, aireación y actividad biológica, entre otros. Factores ligados a la propia planta como la capacidad de absorción hídrica del sistema radical, su actividad metabólica, así como sus hábitos de crecimiento y desarrollo resultan cualidades importantes en la determinación de la cantidad de agua asimilable en el suelo. La humedad aprovechable para la planta corresponde a la que está retenida en los capilares de los suelos y comprendida entre el estado de capacidad de campo y el coeficiente de marchitez. El agua capilar está representada por las moléculas retenidas en los espacios capilares y poros pequeños a causa de las fuerzas superficiales y de cohesión y adhesión, las cuales adsorben al agua en un rango de fuerzas que oscila entre 0.1 y 1.5 MPa.

El agua es la sustancia o molécula dominante en el cuerpo de la planta y debido a sus propiedades químicas y físicas determina a nivel celular la estabilidad estructural protoplasmática y de los orgánulos funcionales; es el medio para el transporte de los solutos y gases; interviene en la forma de los órganos; aporta hidrógeno y electrones; es el medio en que se realizan los procesos y reacciones del metabolismo; interviene en la estabilidad estructural de las macromoléculas y es el agente termorregulador de la planta.

El contenido de agua en los tejidos vegetales, expresado como contenido hídrico sobre el peso seco, el contenido hídrico relativo, el déficit hídrico y el potencial muestran variación

en función de la especie, la variedad, la fenofase, los cambios climáticos que ocurren a través del día y de las estaciones, los factores biológicos, así como el contenido de humedad y la fertilidad del suelo en que crecen las plantas; estos factores afectan a la absorción hídrica, su circulación, la transpiración y en general a todos los procesos metabólicos y fisiológicos en el organismo vegetal.

La absorción hídrica y de nutrientes minerales, la transpiración, la fotosíntesis, la respiración, entre otros procesos fisiológicos en interacción con el ambiente, influyen sobre el potencial hídrico y al mismo tiempo éste actuará sobre aquellos. Destaca la influencia muy directa del proceso de transpiración, que reduce el contenido hídrico por la pérdida de agua en el tejido foliar, y el proceso de absorción hídrica en la raíz, que normalmente abastece de agua a la planta, pero que en condiciones de escasez o sequía hídrica reduce el abastecimiento hídrico. En las condiciones naturales estos dos procesos son prácticamente los determinantes de la regulación del balance hídrico en la planta al regular la magnitud del contenido de agua en sus tejidos y órganos y por ende el nivel de energía libre en el tejido.

Los estudios de absorción en la raíz han permitido establecer las diferencias en la absorción de agua en las distintas zonas de esta, encontrándose en la mayoría de los casos que la máxima absorción hídrica ocurre en la región comprendida entre la zona de alargamiento celular y la zona en que se inicia la suberificación, localizada entre 1 y 10 cm del ápice. La absorción de agua se conceptúa como la penetración pasiva desde la disolución de suelo, y se debe a la existencia de un gradiente de potencial hídrico entre las células de las raíces y el suelo. Las acuaporinas son canales membranales que facilitan el transporte de agua y de pequeñas moléculas neutras a través de las membranas biológicas de la mayoría de los organismos vivos. Si bien están incluidas en muchos procesos fisiológicos, el movimiento de agua transcelular está fuertemente controlado por la cantidad y actividad de estos canales hídricos presentes en las membranas celulares. La capacidad de absorción de agua varía con las especies, variedades, características y hábitos de crecimiento del sistema radical y su actividad metabólica está bajo la influencia de factores edáficos y climáticos.

Tanto el número de estomas como sus dimensiones pueden variar en función de la posición foliar y condiciones de crecimiento, e incluso dentro de una misma especie puede existir una fuerte influencia genética determinando variación entre diferentes cultivos o ecotipos. Para plantas de la misma especie, los estomas son más abundantes y de menor tamaño en las hojas expuestas al sol que en las desarrolladas a la sombra. Aunque son más frecuentes en hojas, también se presentan en otros tejidos verdes como tallos, frutos y partes de inflorescencias. Las

células guardas funcionan como válvulas hidráulicas multisensoriales, en las que los factores ambientales como la intensidad y calidad de la luz, la temperatura, la humedad relativa y la concentración de CO_2 intracelular son detectados por las células guardas y estas señales se integran en respuestas estomatales bien definidas. La apertura y cierre de los estomas se acciona por un número de factores ambientales externos y de señales internas, con variación significativa en la sensibilidad y capacidad de respuesta entre las diferentes especies, y responden a las múltiples señales de una manera integrada y a veces jerárquica. En condiciones naturales estos factores ejercen efectos compuestos y es complejo identificar los efectos individuales sobre el funcionamiento de los estomas. En general, los estomas se abren en respuesta a la luz (con la excepción de las especies CAM), la baja concentración de CO_2, las altas temperaturas y el bajo déficit de presión de vapor (DPV), mientras que el cierre se debe a condiciones de poca luz o la oscuridad, altos niveles de CO_2, y alto DPV. Las respuestas de los estomas a corto plazo a los cambios en el DPV (y en cierta medida de la temperatura) a menudo se relacionan con el estado hídrico de la planta en lugar de la demanda de carbono fotosintético in situ, mientras que las respuestas a la concentración de CO_2 y la irradiación están estrechamente relacionadas y se correlacionan con la demanda de CO_2 del mesófilo.

La transpiración es un proceso de naturaleza físico-fisiológica y consiste en la pérdida de agua en forma de vapor por los órganos aéreos, especialmente desde las hojas a través de los estomas y en menor cuantía de la epidermis foliar. A través de los años los fisiólogos han reconocido que el vapor de agua escapa a la atmósfera principalmente por los estomas y a esta se le denomina transpiración estomatal, mientras la que ocurre a través de la epidermis de las hojas, flores, frutos y ramas jóvenes se conoce como transpiración cuticular. Existe una tercera forma de pérdida de agua en forma de vapor, que se produce a través de las lenticelas, pequeñas aberturas existentes en el tejido suberoso que recubre a los tallos y ramitas de algunos tipos de plantas, la cual recibe el nombre de transpiración lenticular. Del total de agua que pierden las plantas por transpiración, el 85-90 % ocurre por vía estomatal mientras que un 10-15 % sale a través de la cutícula. La intensidad transpiratoria (IT) durante el día está normalmente en el rango de 0,5 a 2,5 g dm^{-2} h^{-1} para plantas mesófitas bien provistas de agua y en clima cálido durante la noche el valor es mucho más bajo, del orden de 0,1 g $dm^{-2}.h^{-1}$, y aún inferior. Valores característicos para la transpiración durante todo el día oscilan en el rango de 5 a 15 g dm^{-2} h^{-1}. La transpiración en casi todas las especies vegetales, bajo las diferentes condiciones de cultivo origina un consumo ruinoso de agua (un verdadero consumo de lujo), debido a que el volumen total de agua perdida por transpiración es muy superior a los requerimientos fisiológicos; se estima que a lo largo de la vida de una planta, aproximadamente el 95 % del agua absorbida pasa simplemente a través de ella y se pierde por transpiración. La especie, la variedad, los

factores atmosféricos y del suelo determinan el consumo de agua por transpiración.

Para expresar la eficiencia fisiológica en el uso del agua por las plantas, los fisiólogos usan diferentes términos y conceptos. La eficiencia con que las plantas usan el agua es sumamente variable, debido a que está determinada por la relación fotosíntesis / transpiración, procesos ambos muy influidos por factores propios de la planta, el suelo, el clima y los agentes biológicos. Las plantas con fotosíntesis C_3 exhiben la menor eficiencia en el uso del agua, las plantas con fotosíntesis C_4 poseen una mayor eficiencia y las plantas CAM exhiben la más alta eficiencia en el uso del agua.

Los efectos directos de la deficiencia hídrica sobre la actividad metabólica de la planta son difíciles de distinguir de los secundarios y prácticamente todos los procesos de la vida vegetal pueden reflejar los efectos del déficit de agua en el tejido vegetal, lo que afecta seriamente los rendimientos de los cultivos. Actualmente se puede concluir que el potencial hídrico de la planta afecta los siguientes procesos: el crecimiento de la planta, la fotosíntesis, la respiración, la absorción, el transporte y el metabolismo mineral, el transporte de las sustancias orgánicas, el funcionamiento del aparato estomático, la síntesis y actividad de las enzimas, la síntesis y degradación de las proteínas, la síntesis y acumulación de los pigmentos fotosintéticos, la síntesis de los aminoácidos, la síntesis de los ácidos nucleicos, la síntesis y acumulación de los reguladores e inhibidores del crecimiento y la floración y fructificación de las plantas.

2.15. Glosario

Productividad: Se define como la relación entre los insumos de un proceso y sus productos. En el ámbito agrícola se entiende como la relación entre los recursos necesarios (agua, fertilizantes, maquinaria y otros) para obtener productos agrícolas y la magnitud de la cosecha.

Agroecosistema: Es un ecosistema alterado por el hombre para la explotación agropecuaria. Incluye elementos bióticos (plantas, microorganismos, insectos y otros) y abióticos como el agua, la fracción inorgánica del suelo.

Estrés: Presencia de un factor externo a la planta que ejerce una influencia negativa en el completamiento de su ciclo de vida. Los agentes estresantes provienen del ambiente y se dividen en dos grandes grupos: los abióticos (como la sequía) y los bióticos (como las plagas).

Ontogénico: Relativo al desarrollo de un organismo, desde la fecundación que lo origina hasta su muerte, y se refiere a los cambios que ocurren durante toda su vida en su estructura sin perder su organización.

Fenofase: La fenología estudia la vida de un organismo dividiéndola en períodos. Cada uno de ellos es una fenofase. En las plantas, por ejemplo, la germinación, la formación de las yemas florales, la fructifiación y otras.

Salinidad: Cantidad de sales disueltas en un cuerpo de suelo o agua. Para las plantas representa un peligro de estrés por los efectos que tiene el exceso de sales sobre la fisiología de sus procesos.

2.16. Solucionario

1. La absorción de agua es un proceso pasivo (a favor del gradiente). Este gradiente se establece sobre la base de la concentración de sustancias osmóticamente activas dentro y fuera de la célula, que puede expresarse como potencial hídrico. Cuando la concentración de sustancias osmóticamente activas dentro de la célula es mayor que la del medio en que esta se encuentra, el potencial hídrico de la célula es más negativo que el del medio y ocurre la absorción de agua. Cuando la concentración de sustancias osmóticamente activas en el medio es mayor, ocurre la salida de agua de la célula. En la absorción de agua por la planta inciden factores ligados a la propia planta (especies, variedades, características y hábitos de crecimiento del sistema radical y su actividad metabólica), al suelo (tipo de suelo, fertilidad, cantidad de agua disponible, aireación, actividad biológica) y a la atmósfera (temperatura, irradiación, humedad relativa, viento).

2. El balance hídrico es el resultado de la relación entre los dos procesos que lo componen: la transpiración y la absorción de agua. El primero es la pérdida de agua en forma de vapor que ocurre principalmente a través de las hojas, y el segundo es la toma de agua por las raíces. Cuando predomina la absorción sobre la transpiración, el balance hídrico es favorable y la planta dispone de abundante agua en sus tejidos y órganos. Cuando predomina la transpiración, el balance hídrico es desfavorable para la planta porque la pérdida de agua supera a su adquisición. Este fenómeno ocurre de forma natural en las horas más tórridas del día (marchitez temporal) y la planta se recupera por sí sola; pero si se mantiene en el tiempo ocurre la marchitez permanente, que puede llevar a la muerte del vegetal.

3. El riego ejecutado antes de la fertilización favorece que el fertilizante aplicado se integre

a la solución del suelo; después de fertilizar es conveniente realizar un riego con el objetivo de lograr la disolución del fertilizante e incrementar la cantidad de agua en el suelo. Así, el potencial hídrico del suelo no se hace demasiado negativo por la adición de sales que representa el fertilizante. De no aplicarse riego, la concentración de sales en el suelo se incrementa demasiado, el potencial hídrico del suelo se vuelve muy negativo con respecto al de la planta, el agua se mueve desde el vegetal hacia el suelo y ocurre la marchitez de la plantación.

4. Para su mejor desarrollo las raíces necesitan un suelo suelto, que pueda ser penetrado por ellas con facilidad durante su crecimiento. La compactación de los suelos impide un adecuado crecimiento radical, disminuyendo las posibilidades de la planta de acceder al agua y los nutrientes. Los "pisos de arado" son estratos de suelo que se forman por el paso continuo de la maquinaria pesada; el suelo se concentra en grandes terrones, entre los que quedan grietas por las que el agua se escapa hacia las profundidades, con lo que no es accesible para las plantas, pues ellas sólo pueden tomar el agua capilar. Por esas razones el laboreo del suelo, la evitación de la compactación y la ruptura de los "pisos de arado" favorecen el desarrollo adecuado del vegetal.

5. Los suelos ricos en materia orgánica tienen una capacidad de retención de alrededor de 5 veces la de los suelos pobres en este componente. La materia orgánica reduce la densidad aparente del suelo y aumenta su capacidad para mantener por más tiempo el agua caída (precipitaciones) o aportada por el riego, reduciendo la evaporación y quedando como resultado más agua disponible para la planta.

CAPÍTULO 3

La fisiología de la nutrición mineral en las plantas superiores

Introducción

La nutrición mineral es la parte de la Fisiología Vegetal que se ocupa de estudiar cómo las plantas absorben y asimilan los elementos minerales esenciales, sus funciones en el metabolismo y los factores ambientales que actúan sobre su absorción, asimilación y transporte. Las plantas adquieren los elementos minerales en forma iónica a través de la raíz desde el suelo, excepto el carbono, el hidrógeno y el oxígeno que son obtenidos del agua y el aire. Después de ser absorbidos, algunos minerales son asimilados en la propia raíz, o son translocados a los diferentes órganos donde cumplen importantes funciones biológicas en su forma iónica o después de ser incorporados metabólicamente (asimilados) a distintos compuestos orgánicos, o se integran a los diferentes orgánulos funcionales donde en forma iónica cumplen roles en la actividad enzimática y en la transferencia electrónica.

Los estudios sobre nutrición mineral se iniciaron en 1629 por parte del científico holandés Jan Baptiste Van Helmont, quien mediante experimentos en macetas planteó el criterio de que la planta se dedicaba a elaborar fundamentalmente las sustancias absorbidas desde el suelo. Es enorme el caudal de conocimientos acumulados durante estos tres siglos y medio sobre la fisiología de la nutrición mineral, en aspectos diferentes como qué elementos minerales requiere la planta, en qué cantidad, cómo clasificarlos, cómo se absorben y transportan, qué funciones realizan, el metabolismo de los nutrientes, los aspectos ecológicos de la nutrición, el papel de la raíz en la absorción, y el efecto de la absorción mineral sobre los rendimientos agrícolas.

Los avances científicos sobre la nutrición mineral han tenido importantes resultados en la práctica agrícola y los rendimientos de las plantas cultivadas por el hombre. A fines del siglo XVIII y principios del XIX la teoría de Thaer, que planteaba que las plantas absorbían del suelo solo sustancias orgánicas y agua y con ellas elaboraban sus alimentos, fue reconocida con el nombre de teoría del humus, y dejó sentado el precedente de los favorables efectos del abonado orgánico sobre los suelos y el crecimiento y desarrollo de la planta.

En 1840 el notable químico alemán Justus Von Liebig elaboró la teoría de la nutrición mineral de las plantas; entre sus aspectos positivos se destaca que demostró que las plantas absorbían del suelo los elementos minerales y que estos debían ser restituidos, creando las bases de la fertilización mineral y sus efectos beneficiosos sobre el crecimiento de la planta y los rendimientos agrícolas. Esta teoría contribuyó notablemente al avance de la agricultura en el mundo y fundamentó la necesidad de la fertilización mineral.

Las investigaciones actuales en el área de la nutrición mineral son centrales para la agricultura moderna y la protección ambiental. Por una parte la agricultura de elevado rendimiento depende fuertemente de la fertilización mineral, y de hecho para la mayoría de los cultivos los rendimientos crecen linealmente con la cantidad de elementos minerales que absorben (Loomis y Connor, 1992); en cambio, los fertilizantes contaminan las aguas subterráneas, incrementan los niveles de fijación de nutrientes al suelo y contribuyen a la polución atmosférica (Taíz y Zeiger, 2006). Entre 1980 y 1990 la fertilización mundial con nitrógeno, fósforo y potasio (N-P-K) creció de 112 x 10^6 a 143 x 10^6 TM (Lauriente, 1995) y sin embargo los cultivos utilizaron menos de la mitad del volumen de los fertilizantes aplicados (Loomis y Connor, 1992); en 2008 el consumo de fertilizantes alcanzó la cifra de 170 x 10^6 TM. Otros autores como Bermejo (2010) al referirse a la producción de fertilizantes indican que con la industrialización agrícola el empleo de fertilizantes químicos se ha disparado, pasando de 14 millones de toneladas en 1954 a 194 millones de toneladas en 2007, y que la mayor parte de éstos son fertilizantes nitrogenados. Se calcula que los fertilizantes sintéticos proporcionan actualmente más del 40 % del nitrógeno asimilado por las plantas, habiéndose multiplicado por dos el volumen de nitrógeno que se incorpora al ciclo terrestre (Steinfeld et al., 2009). Sin embargo, según Erisman et al. (2008) la eficiencia con que las plantas utilizan los fertilizantes sintéticos es muy baja, y ha caído drásticamente desde su introducción en la agricultura (de 80 % en 1960 a 30 % en 2000, en el caso de los cereales); agregan estos autores que a partir de estimados, sólo el 17 % de los fertilizantes nitrogenados producidos en 2005 fueron asimilados por los cultivos, dispersándose el resto por los ecosistemas y provocando grandes problemas de contaminación en el suelo y el agua, y de emisiones de gases dañinos.

La evidente contradicción entre el hecho demostrado de que la fertilización mineral incrementa los rendimientos, pero lesiona seriamente el ambiente (agua, suelo, atmósfera) por un lado, y por otro la realidad de que la humanidad tiene necesidades crecientes de alimentos vegetales, constituye un desafío apremiante a resolver por los hombres de ciencia. En esta dirección las últimas tendencias apuntan al desarrollo de la agricultura orgánica y ecológica, en la que se combinan la utilización de los microorganismos beneficiosos (micorrizas, bacterias reguladoras del crecimiento, *Rhyzobium)*, los bioestimulantes o bioproductos, el compostaje, la intensificación de los abonos orgánicos de todo tipo y la utilización de los restos de las cosechas. Son alternativas que contribuyen a una agricultura sostenible y mucho más amigable con el ambiente.

En este tema se explican los requerimientos nutricionales de las plantas; los minerales esenciales; sus clasificaciones; sus funciones y deficiencias; la absorción, el transporte y el metabolismo de los iones minerales; el papel del suelo y la raíz en la nutrición mineral, así como los factores que afectan la fisiología de la nutrición y el impacto de esta en la productividad vegetal.

3.1. Composición mineral de las plantas

El análisis químico practicado a plantas sanas, después de haber determinado por desecación la masa seca, revela que el 90-95 % de estas se compone de carbono (45 %); oxígeno (hasta 45 %) e hidrógeno (hasta 6 %); estos tres elementos se obtienen fundamentalmente del aire y el agua, y forman los compuestos orgánicos. El restante 5-10 % de la materia seca de la planta corresponde a los nutrientes minerales que los vegetales absorben mayoritariamente desde el suelo. Para las plantas no leñosas la composición mineral puede alcanzar del 15-20 % de la masa seca (Salisbury y Ross, 1994).

La composición y cantidad de elementos minerales es diferente en las plantas y refleja sus desiguales requerimientos nutricionales. La composición mineral depende, entre otros factores, del tipo de planta, la edad, la fase del crecimiento y desarrollo, y particularmente de la disponibilidad de los elementos minerales en el medio en que vive la planta.

Las diferencias que se observan entre las plantas en su composición mineral están relacionadas con las diferentes capacidades de absorción y acumulación iónica, de manera que plantas cultivadas en igualdad de condiciones tienen una composición y cantidades de elementos minerales desiguales. En general, las especies leguminosas tienen un contenido más elevado en calcio que las gramíneas, mientras estas últimas son más ricas en silicio. En la caña de azúcar y la mayor parte de los cereales (gramíneas) el silicio alcanza el 3 % de la materia seca; en cambio, en la mayor parte de las cotiledóneas y en particular en las leguminosas, este mineral no alcanza el 0,5 %.

El contenido mineral expresado en cenizas como porcentaje de la masa seca muestra variación en correspondencia con el tipo de plantas y entre los órganos, como se aprecia en la Tabla 3.1. Tanto en las especies arbóreas como en las herbáceas el mayor porciento de minerales se acumula en las hojas.

Tabla 3.1. Contenido mineral de los diferentes órganos de las plantas expresado como % de masa seca de cenizas

Arbóreas		Herbáceas	
Órgano vegetal	% de cenizas	Órgano vegetal	% de cenizas
Semilla	3	Tallo	3
Tallo	4	Madera	1
Raíces	5	Corteza	7
Hojas	15	Hojas	11

Fuente: Rubin (1984)

También en los granos el contenido mineral expresado en porcentaje de la masa seca es variable entre las especies y dentro de una misma especie, como puede observarse en la Tabla 3.2. Así, entre las gramíneas el contenido de minerales es muy inferior en el maíz al que se observa en el arroz; en leguminosas, el contenido mineral en los granos de soya es casi el doble del existente en los granos de judías.

Tabla 3.2. Contenido mineral en los granos de diferentes plantas expresado como % de masa seca de cenizas

Planta	% de cenizas
Maíz	1,3
Arroz	6,0
Soya	5,8
Judías	3,3

Fuente: Yagudin *et al.* (1984)

3.2. Nutrientes minerales esenciales

En un análisis de la historia de la nutrición mineral de las plantas, Roque y Ribeiro (2006) indican que probablemente Woodward en 1699 realizó los primeros estudios en cultivo de plantas en medio líquido sin soporte sólido, y que en 1804 De Saussure realizó las primeras tentativas para analizar los factores involucrados en el cultivo y estableció la necesidad de aportar nitrato en la solución de los cultivos. Agregan que en el siglo XIX se realizaron profundas investigaciones en el cultivo en soluciones nutritivas para el crecimiento de las plantas, destacando a Sachs, Knop y Boussingault, quienes demostraron que ciertos elementos eran importantes para el crecimiento de las plantas. También Roque y Ribeiro (2006) citan que en las compilaciones de libros y cartas del alemán Justus von Liebig entre 1840 y 1850 se refleja la importancia de los elementos minerales para las plantas; este autor señaló como elementos minerales esenciales N, P, K, Ca, Mg, S, Na y Si, que las plantas retiran del suelo y C, H y O, retirados del agua y el aire.

Por otra parte Furlani (2004) y Epstein y Bloom (2006) destacan que en 1865 Knop publicó los resultados de sus experimentos, incluyendo la fórmula de la solución nutritiva de cultivo sobre la base de relaciones moleculares entre los elementos, lo que sirvió de punto de partida para otros investigadores.

Las plantas absorben y acumulan en sus tejidos muchos elementos minerales; sin embargo, no todos los nutrientes resultan imprescindibles para el metabolismo y el funcionamiento de las plantas.

Hasta el momento se ha demostrado que al menos 16 elementos minerales absorbidos por las plantas son imprescindibles para que estas puedan completar su ciclo de crecimiento y desarrollo, dado que estos elementos forman parte de moléculas o constituyentes obligados de la planta.

Precisamente un elemento se considera esencial cuando la planta lo requiere en determinada concentración para completar su ciclo de vida y porque forma parte de constituyentes esenciales para el vegetal.

Hasta la actualidad se reconocen los tres criterios establecidos de Arnon y Stout (1939) para definir si un elemento mineral es esencial; estos son:

º Criterio 1: Un elemento es esencial si su deficiencia impide que la planta cumpla su ciclo de vida.

º Criterio 2: Para que un elemento sea considerado esencial, no puede ser sustituido por otro de propiedades similares. Por ejemplo, el Na posee propiedades similares al K, pero no puede sustituirlo en sus funciones.

º Criterio 3: El elemento debe participar directamente en el metabolismo de la planta.

En la Tabla 3.3 se relacionan los elementos minerales esenciales, sus concentraciones medias en base a masa seca de las partes aéreas, los autores que demostraron la esencialidad del elemento y el año de descubrimiento.

El resumen de datos de Malavolta (1980) y Marschner (1995) demuestra que a la ciencia le tomó más de 180 años descubrir los 16 elementos minerales esenciales, y que sus concentraciones medias (masa seca de las partes aéreas de las plantas) oscilan entre el amplio rango de 0.1 mg Kg^{-1} a 450 g Kg^{-1}.

Tabla 3.3. Relación de los elementos minerales esenciales en las plantas superiores, sus concentraciones medias (masa seca de las partes aéreas), autores que demostraron su esencialidad y año del descubrimiento

Elemento mineral esencial	Concentración media en base a materia seca parte aérea	Autor (es) que demuestra la esencialidad	Año del descubrimiento
Carbono	450 g Kg^{-1}	De Saussure	1804
Oxígeno	450 g Kg^{-1}	De Saussure	1804
Hidrógeno	60 g Kg^{-1}	De Saussure	1804
Nitrógeno	15 g Kg^{-1}	De Saussure	1804
Potasio	10 g Kg^{-1}	Sachs y Knop	1860, 1865
Calcio	5 g Kg^{-1}	Sachs y Knop	1860, 1865
Fósforo	2 g Kg^{-1}	Vill	1860
Magnesio	2 g Kg^{-1}	Sachs y Knop	1860, 1865
Azufre	1 g Kg^{-1}	Sachs y Knop	1865
Cloro	100 mg Kg^{-1}	Broyer *et al.*	1954
Manganeso	50 mg Kg^{-1}	Mazé y Macllargue	1915, 1922
Boro	20 mg Kg^{-1}	Warington	1923
Zinc	10 mg Kg^{-1}	Sachs y Knop	1860, 1865
Cobre	6 mg Kg^{-1}	Lipman y McKinney	1931
Níquel	3 mg Kg^{-1}	Brown *et al.*	1987
Molibdeno	0.1 mg Kg^{-1}	Arnon y Stout	1938

Fuentes: Malavolta (1980) y Marschner (1995)

3.3. Clasificaciones de los elementos minerales esenciales (EME)

Los elementos minerales esenciales (EME), aparecen clasificados en la literatura por la cantidad en que son requeridos por la planta (macroelementos y microelementos); por la movilidad en el interior de la planta (móviles o poco móviles); por sus propiedades físico-químicas (metales y no metales) y por las funciones y roles metabólicos que cumplen en las plantas, clasificaciones que aparecen reflejadas en la Tabla 3.4. Exceptuando a C, H y O los EME son absorbidos desde el suelo en forma iónica, en general como cationes, excepto el P y el Mo que son retirados del suelo como aniones; finalmente, el N puede ser absorbido como anión y como catión.

En la Tabla 3.4 aparecen también otras informaciones sobre los elementos minerales esenciales: su símbolo, radio atómico, las formas en que son absorbidos desde el suelo, las diferentes maneras en que son clasificados en la literatura y la concentración media en que son requeridos por las plantas.

Se consideran macroelementos, macronutrientes o elementos mayores -como indistintamente

son conocidos en la literatura- a los elementos minerales nitrógeno, potasio, calcio, magnesio, fósforo, azufre y silicio. Estos elementos en el tejido vegetal están presentes en cantidades superiores al 0,1 % de la materia seca. Los estimados de concentración de los macroelementos esenciales están en valores adecuados para un desarrollo óptimo de las plantas en un rango que va desde 30 mmoles.g-^{1} MS de tejido vegetal para el azufre, hasta 1000 mmoles.g-^{1} de tejido vegetal para el nitrógeno; mientras, los microelementos, micronutrientes, elementos trazas o elementos menores -como indistintamente son llamados- comprenden al cloro, el hierro, el boro, el manganeso, el sodio, el zinc, el cobre, el níquel y el molibdeno. La mayoría de los autores concuerda en que los micronutrientes son requeridos en los tejidos vegetales a concentraciones iguales o menores a 100 mg.Kg-^{1} MS (100 ppm).

También los elementos minerales esenciales suelen clasificarse por sus propiedades físico-químicas en metales (K, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn, Cu, Mo y Ni) y no metales (N, S, P, B y Cl).

Tabla 3.4. Relación de los elementos minerales esenciales, sus símbolos químicos, pesos atómicos, formas en que son absorbidos, diferentes maneras de clasificación y concentración media en que son requeridos

Elemento	Símbolo químico	Peso atómico	Forma de absorción	CLASIFICACIONES				Concentración (masa seca)		
				Macro o Micro	Móvil o no Móvil	Metal o no Metal	Función metabólica	mMolg^{-1}	mg Kg^{-1} o ppm	%
Hidrógeno	H	1. 01	H_2O	Macro	Móvil	N. Metal	G-1	60 000	-	6,0
Carbono	C	12. 01	CO_2	Macro	Móvil	N. Metal	G-1	40 000	-	45,0
Oxigeno	O	16	O_2, H_2O	Macro	Móvil	N. Metal	G-1	30 000	-	45,0
Nitrógeno	N	14, 01	NO_3^- NH_4^+	Macro	Móvil	N. Metal	G-1	1000	-	1,5
Potasio	K	39. 01	K^+	Macro	Móvil	Metal	G-3	250	-	1,0
Calcio	Ca	40. 08	Ca^{2+}	Macro	No Móvil	Metal	G-3	125	-	0,5
Magnesio	Mg	24. 32	Mg^{2+}	Macro	Móvil	Metal	G-3	80	-	0,2
Fósforo	P	30. 98	H_2PO^- HPO_4^{2-}	Macro	Móvil	N. Metal	G-2	60	-	0,2
Azufre	S	32. 07	SO_4^{2-}	Macro	No Móvil	N. Metal	G-1	30	-	0,1
Cloro	Cl	35. 46	Cl^-	Micro	No Móvil	N. Metal	G-3	3	100	-
Boro	B	10. 82	$B(OH)_3$	Micro	No Móvil	N. Metal	G-3	2	20	-
Hierro	Fe	55. 85	Fe^{3+} Fe^{2+}	Micro	No Móvil	Metal	G-4	2	100	-
Manganeso	Mn	54. 94	Mn^{2+}	Micro	No Móvil	Metal	G-3	1	50	-
Zinc	Zn	65. 38	Zn^{2+}	Micro	Móvil	Metal	G-4	0.3	20	-
Cobre	Cu	63. 54	Cu^+; C^{u2+}	Micro	No Móvil	Metal	G-4	0.1	6	-
Niquel	Ni	58.70	Ni^{2+}	Micro	Móvil	Metal	G-4	0.001	1	-
Molibdeno	Mo	95. 95	MoO_4^{2-}	Micro	Móvil	Metal	G-4	0.001	1	-

Sodio (Na): Catión monovalente, considerado esencial para plantas del grupo C_4 y CAM.
Silicio (Si): Muchas plantas lo absorben en grandes cantidades, considerado esencial para especies gramíneas.
Cobalto (Co): Considerado esencial para leguminosas en condiciones de fijación de N_2 en simbiosis.
Aluminio (Al): En pequeñas dosis altamente beneficioso al reducir toxicidad por exceso de Ca, Mg_e P

G-1: Elementos que forman compuestos orgánicos. G-2: Elementos importantes en la integridad estructural y en la acumulación de energía. G-3: Elementos que permanecen en forma iónica. G-4: Elementos que intervienen en la transferencia electrónica.

Fuente: Elaboración de los autores

Las clasificaciones en macroelementos y microelementos y la que se fundamenta en las propiedades físico-químicas han sido cuestionadas en los últimos años y consideradas inadecuadas, dado que cualquier elemento mineral esencial puede ejecutar una variedad de funciones y algunas de ellas pueden estar cerradamente correlacionadas con la cantidad en que es requerido o con sus propiedades físico-químicas. Al parecer estas clasificaciones resultan difíciles para justificar desde la fisiología de las plantas, y en los últimos años se va alcanzando consenso en que los elementos minerales esenciales deben ser clasificados por el rol bioquímico y la función fisiológica. (Guardiola y García, 1990; Marschner, 1995; Taíz y Zeiger, 2006; Roque y Ribeiro, 2006); este tema se retomará más adelante.

Las diferencias en las concentraciones de macroelementos y microelementos en el tejido vegetal no son tan grandes como las registradas en la Tabla 3.4. Por ejemplo, algunos tejidos vegetales, como el mesófilo, tienen tanto Fe o Mn como S o Mg. También muchos elementos esenciales pueden estar presentes en cantidades muy superiores a las concentraciones de requerimientos mínimos del vegetal, lo que puede observarse en los datos de la Tabla 3.5 para el contenido de los micronutrientes en la parte aérea para diferentes plantas de cultivo.

Muchos autores incluyen un tercer grupo de elementos esenciales, llamados ultra-microelementos esenciales, donde ubican al cesio, al selenio, el cadmio, el mercurio, la plata y el oro. Así, consideran que el contenido de mercurio de los tejidos vegetales puede tomarse por término medio como de n.10^{-7} % MS; mientras que el contenido de radio es de n.10^{-14} % MS. En general estiman que sus concentraciones en el tejido vegetal oscilan en las millonésimas partes (10^{-6}) de acuerdo con Yagudin et al. (1984) y Rubin (1984).

Tabla 3.5. Intervalo de suficiencia de la concentración de microelementos en tejidos vegetales en distintos tipos de plantas

Especie/Órgano	Contenidos (mg kg^{-1} peso seco)				
	Mn	Zn	Cu	B	Mo
Trigo. Toda parte aérea	30-100	20-70	5-10	5-10	0.1-0.3
Maíz. Hoja madura	30-300	20-150	5-25	8-25	0.5-1.0
Remolacha. Hoja madura	40-100	20-80	7-15	40-100	0.25-1.0
Algodón. Hoja madura	35-100	25-80	8-20	20-80	0.6-2.0
Tomate. Hoja madura	40-100	30-80	6-12	40-80	0.3-1.0
Alfalfa. Parte aérea superior	30-100	25-70	6-15	35-80	0.5-2.0
Manzano. Hoja madura	35-100	20-50	5-12	30-50	0.1-0.3
Naranjo. Hoja madura	25-125	25-60	6.15	30-70	0.2-0.5
Abetos. Acículas de 1-2 años	50-500	15-60	4-10	15-50	0.04-0.2

Fuente: Azcón-Bieto y Talón (2008)

Varios autores refieren un cuarto grupo de elementos minerales, a los que no clasifican como esenciales sino como beneficiosos; son los que antagonizan el efecto tóxico de otros -y por tanto permiten el desarrollo de la planta en determinadas situaciones ecológicas- o que reemplazan parcialmente a algún elemento esencial en una función poco específica, como el mantenimiento de la concentración osmótica vacuolar (Guardiola y García, 1990). Entre los elementos beneficiosos, Roque y Ribeiro (2006), citan al Na, el Se, el Si y el Co.

Los elementos minerales pueden clasificarse también como móviles o poco móviles según su movilidad en la planta y la tendencia a transportarse en el interior de la planta cuando esta presenta carencia nutricional (Tabla 3.6).

Tabla 3.6. Clasificación de los elementos minerales sobre los fundamentos de su movilidad en la planta y la tendencia a transportarse durante deficiencias internas

MÓVILES	POCO MÓVILES
Nitrógeno	Calcio
Potasio	Azufre
Magnesio	Hierro
Fósforo	Boro
Cloro	Cobre
Sodio	
Zinc	
Molibdeno	

Nota: Los elementos se listan según el orden de su abundancia en la planta

Fuente: Taíz y Zeiger (2006)

3.3.1. Clasificación de los elementos minerales por sus funciones fisiológicas

La importancia de los elementos minerales está determinada por la influencia que ejercen sobre los procesos bioquímicos y fisiológicos en la planta; de ahí que la esencialidad de los elementos minerales radica fundamentalmente en su participación en los procesos metabólicos del organismo vegetal.

Las funciones de los elementos minerales pueden agruparse en tres grandes clases, las que no están nítidamente separadas de acuerdo a Guardiola y García (1990), a saber:

a) **Función estructural:** Son elementos constituyentes de estructuras orgánicas y moléculas imprescindibles para la vida. Tales son los casos del nitrógeno, el fósforo y el azufre como constituyentes de proteínas y ácidos nucleicos; otros componentes de las plantas incluyen elementos en forma covalente o parcialmente covalente, como en las clorofilas y

distintas metaloproteínas.

b) **Activadores o reguladores de la actividad enzimática:** Esta función puede implicar la participación del elemento mineral, bien como coenzima o grupo prostético, bien en la formación del complejo enzima-sustrato regulando la actividad enzimática a través de la modificación de la conformación de la molécula de proteína. El carácter esencial de los microelementos se debe casi exclusivamente a este tipo de función.

c) **Osmorregulación y/o mantenimiento del equilibrio electroquímico:** Los elementos minerales que se acumulan en forma iónica como Cl-, K^+ y Mg^{2+} participan en esta función. El K^+ en la mayoría de las plantas juega un papel central en el mantenimiento del potencial osmótico, función en la que es reemplazado parcialmente por el sodio en algunos casos.

Una clasificación más amplia y acabada de los elementos esenciales en dependencia del rol metabólico y las funciones fisiológicas en que ellos resultan imprescindibles, la presentan Taíz y Zeiger (2006) en la Tabla 3.7 basándose en los avances científicos ocurridos entre 1970 y 1990.

El Grupo 1 comprende los elementos que forman los compuestos orgánicos de las plantas y que después de ser absorbidos en sus formas iónicas (NO_3^-, NH_4^+ y SO_4^-) deben ser oxidados y reducidos en el proceso de asimilación.

En el Grupo 2 los elementos (P, Bo y Si) son importantes en las reacciones de transferencia de energía o en el mantenimiento de la integridad estructural; estos nutrientes a menudo están presentes en el tejido vegetal como ésteres de fosfatos, boratos y silicatos, en los que el elemento grupal está unido al grupo hidroxilo de una molécula orgánica.

Los nutrientes del Grupo 3 (K, Na, Mg, Ca, Mn y Cl) están presentes en el tejido vegetal como iones libres, o iones combinados con sustancias como ácidos pécticos en la pared celular. De particular importancia son sus roles como cofactores de enzimas y en la regulación de los potenciales osmóticos celulares.

Finalmente el Grupo 4 incluye los elementos minerales esenciales (Fe, Cu, Zn, Mo y Ni) que tienen roles importantes en las reacciones incluidas en la transferencia de electrones.

Tabla 3.7. Clasificación de los elementos minerales según su función bioquímica

ELEMENTOS	FUNCIONES
Grupo 1: Nutrientes que forman compuestos orgánicos	
Nitrógeno	Constituyente de aminoácidos, amidas, proteínas, ácidos nucleicos, nucleótidos, coenzimas, hexoaminas y otras moléculas.
Azufre	Componente de cisteína, cistina, metionina y proteínas .Constituyente de ácido lipoico, coenzima A, tiamina, pirofosfato, glutatión, biotina, adenosina-5-fosfo-sulfato y adenosina 3-fosfato.
Grupo 2: Nutrientes que son importantes en el almacenamiento de energía o la integridad estructural	
Fósforo	Componente de azúcares, fosfatos, ácidos nucleicos, coenzimas, fosfolípidos, ácido fítico. Tiene rol en reacciones en las que participa el ATP.
Boro	Complejos como manitol, ácido polinanurónico y otros constituyentes de la pared celular. Participa en la elongación celular y el metabolismo de ácidos nucleicos.
Silicio	Se deposita como sílice amorfo en las paredes celulares. Contribuye a las propiedades mecánicas de la pared celular, incluyendo su rigidez y elasticidad.
Grupo 3: Nutrientes que permanecen en forma iónica	
Potasio	Requerido como cofactor de más de cuarenta enzimas. Catión principal del establecimiento de la turgencia celular y el mantenimiento de la electroneutralidad celular.
Sodio	Incluido en la regeneración del PEP en plantas C_4 y CAM. Sustituto del K en algunas funciones.
Magnesio	Requerido por muchas enzimas, incluida la transferasa fosfato. Constituyente de la molécula de clorofila.
Calcio	Constituyente de la lamela media en la pared celular. Requerido como cofactor de muchas enzimas. Incluido en la hidrólisis de ATP y fosfolípidos. Actúa como segundo mensajero en la regulación metabólica.
Manganeso	Requerido para la actividad de algunas dehidrogenasas, descarboxilasas, kinasas, oxidasas y peroxidasas. Incluido con otro catión en la actividad enzimática y la evolución del O_2 fotosintético.
Cloro	Requerido para reacciones fotosintéticas en la emisión del O_2.
Grupo 4: Nutrientes que están incluidos en la transferencia electrónica	
Hierro	Constituyente de citocromos y proteínas no hemoférricas de la fotosíntesis, fijación del N_2 y la respiración.
Cobre	Componente de la ácido ascórbico oxidasa, mono-amino oxidasa, ureasa, citocromo oxidasa, fenolasa y plastocianina.
Zinc	Constituyente de la alcohol deshidrogenasa, la glutamato deshidrogenasa y la carbónico anhidrasa.
Molibdeno	Constituyente de la nitrogenasa, nitrato reductasa y xantino dehidrogenasa.
Níquel	Constituyente de la ureasa. En la fijación de N_2 por bacterias, constituyente de la dehidrogenasa.
Fuentes: Mengel y Kirkby (1987)	

Por último, Mengel y Kirkby (1987) han planteado que desde el punto de vista fisiológico la clasificación de los nutrientes esenciales en macro y microelementos resulta difícil de sustentar al ser dependiente de su concentración en el tejido vegetal; por eso han propuesto clasificarlos por las funciones bioquímicas y fisiológicas que desempeñan (Tabla 3.8).

Tabla 3.8. Clasificación de los elementos minerales esenciales según las funciones bioquímicas y fisiológicas que cumplen

Grupo	EME	Absorción	Funciones Bioquímicas y Fisiológicas
I	C, H, O	En forma de CO_2, HCO_3^-, O_2	Constituyentes mayores de compuestos orgánicos
	N, S	NO_3^-, NH_4^+, SO_4^{2-}, SO_2, del suelo en forma iónica y de gases desde el suelo y la atmósfera.	Elementos esenciales de grupos atómicos incluidos en procesos enzimáticos. Asimilación en reacciones de oxidación-reducción.
II	P, B	En forma de fosfatos, ácido bórico o borato desde la solución del suelo.	Esterificación con grupos alcohólicos. Ésteres fosfatos incluidos en reacciones de transferencia de energía.
III	K, Mg, Ca, Mn, Cl	Absorbidos en forma iónica desde la solución de suelo.	Funciones no específicas, establecimiento de potencial osmótico, reacciones más específicas en las estructuras de enzimas. Balance iónico. Control de permeabilidad membranal y/o potencial eléctrico.
IV	Fe, Cu, Zn, Mo	Absorbidos como iones o quelatos desde la solución de suelo	Presentes de manera dominante en forma de quelatos en grupos prostéticos. Por cambio de valencia habilitan o participan en transporte electrónico.

Fuente: Mengel y Kirkby (1987)

3.4. Rol del suelo, la raíz y los microorganismos en la nutrición mineral

3.4.1. El suelo

El suelo es un sistema sustrato complejo, de naturaleza química, física y biológica; en su heterogeneidad material se distinguen las fases líquida, sólida y gaseosa, las que interactúan con los elementos minerales que requieren las plantas y los microorganismos que colonizan la rizosfera. La fase líquida de los suelos constituye su solución, que contiene disueltos los elementos minerales y sirve como vehículo al movimiento de los iones hacia las raíces de las plantas.

El oxígeno, el dióxido de carbono y el hidrógeno forman la fase gaseosa de los suelos y aunque estos elementos están disueltos en la solución del suelo, las raíces los absorben predominantemente de las burbujas de aire localizadas entre las partículas. Las partículas inorgánicas en particular -y en menor grado las partículas orgánicas- que forman la fase sólida de los suelos, constituyen una reserva de nutrientes para las plantas.

Las partículas inorgánicas y orgánicas tienen cargas negativas lo que permite que diferentes cationes sean adsorbidos en las superficies. Este fenómeno de adsorción iónica que se da en las partículas de la fase sólida es un factor importante de la fertilidad de los suelos. Dado que los cationes adsorbidos en las superficies de las partículas de suelo no se pierden fácilmente cuando el suelo es lixiviado por el agua, constituyen una reserva de nutrientes disponible para las raíces de las plantas. Los nutrientes minerales adsorbidos en las partículas pueden ser reemplazados por otros cationes mediante el proceso de intercambio catiónico. El grado en que un suelo puede adsorber e intercambiar iones es denominado como su capacidad de intercambio catiónico, la cual es altamente dependiente del tipo de suelo.

Las cargas negativas de las superficies de las partículas inorgánicas y orgánicas de los suelos tienden a repeler a los aniones minerales tales como NO_3^- y Cl^-, por lo que estos tienden a permanecer disueltos en la solución del suelo. Por esta razón la mayoría de los suelos dedicados a la agricultura tienen una baja capacidad de intercambio aniónico en comparación a su capacidad de intercambio catiónico. Por las razones anteriores los aniones requeridos por las plantas, entre ellos el NO_3^-, se encuentran móviles en la solución del suelo, siendo factible su lixiviación por el agua. Por el contrario, el PO_3^{3-} puede combinarse con las partículas del suelo que contienen Al^{3+}, Fe^{2+} y Fe^{3+} , ya que estos tienen grupos hidroxilo (OH^-) que intercambian con el fosfato; como resultado, este último se une fuertemente a ellos y su movilidad y disponibilidad en los suelos puede ser limitada.

La concentración del ion H^+ (en la práctica, el pH) es otra importante propiedad de los suelos a causa de sus efectos sobre el crecimiento de las raíces de las plantas, la actividad microbiana y la disponibilidad de los nutrientes minerales. El pH ligeramente ácido (entre 5,5 y 6,5) generalmente favorece el crecimiento de los sistemas radicales y beneficia la disponibilidad de los elementos minerales esenciales para las plantas, lo cual favorece el proceso de absorción de los nutrientes por los vegetales. También los hongos generalmente predominan en los suelos ácidos, mientras las bacterias prevalecen más en los suelos alcalinos.

Cuando en los suelos se presentan excesos de minerales puede originarse la condición de salinidad del suelo, fenómeno que puede restringir el crecimiento de la planta si los iones minerales alcanzan niveles (potencial de soluto u osmótico muy negativo) que limitan la disponibilidad de agua, o porque alguno de los elementos minerales excede la concentración adecuada para que la planta alcance el máximo crecimiento o rendimiento, y produce en cambio

efectos tóxicos. La salinidad, con sus efectos osmóticos y de toxicidad, es un fenómeno que aumenta en los suelos en el mundo.

Los métodos de cultivo, las bajas precipitaciones en las zonas áridas y semiáridas y el riego resultan factores relacionados con la salinidad. El agua de riego puede contener de 100 a 1000 g de minerales por metro cúbico; si como promedio una cosecha requiere 4000 m^3 de agua por acre, mediante el riego podría estarse adicionando de 400 a 4000 kg de minerales al suelo (Marschner, 1995). La salinidad está asociada al mal estado de la textura del suelo, capas de suelo rígido, prácticas inadecuadas de riego, fertilización excesiva, sistemas de drenaje insuficientes y evaporación excesiva (Rabie y Almadini, 2005).

La salinidad es uno de los problemas más graves en la producción agrícola en todo el mundo. En las regiones áridas o semiáridas, en particular, la salinidad es el factor de estrés abiótico más común en las plantas (Umezawa et al., 2000). En la década del noventa del siglo pasado se informaba (Serrano y Gaxiola, 1994) que alrededor del 40 % de los suelos agrícolas en todo el mundo estaban bajo amenaza de salinidad; ya en la primera década de este siglo, se informó de otro millón de hectáreas bajo amenaza de salinidad (Metternicht y Zinck, 2003). Para el 2050 se predice (Yaycili y Alikamanoğlu, 2012) que las áreas salinizadas pueden llegar hasta el 50 % si no se toman medidas.

En los suelos salinizados las plantas están sujetas a estrés salino; algunas plantas resultan muy sensibles a este tipo de estrés y son adversamente afectadas. Otras especies pueden sobrevivir en presencia de excesos de sales minerales; son las llamadas plantas tolerantes a la salinidad. Un tercer grupo de plantas, las halófitas, viven y prosperan en condiciones de salinidad. Los mecanismos de tolerancia a los excesos de minerales son complejos e incluyen la síntesis de moléculas, la inducción de enzimas y el transporte de membrana. Algunas especies no absorben los minerales en exceso, otras los absorben y los expulsan por glándulas localizadas en las hojas. Otras plantas, para evitar los efectos tóxicos de los iones en el citoplasma, los acumulan en las vacuolas.

Otro problema que genera el exceso de minerales es la acumulación de metales pesados en los suelos, los cuales pueden causar severa toxicidad a causa de su capacidad de producir daños oxidativos en los tejidos vegetales (incrementos en la peroxidación de lípidos, daños al ADN, oxidación de los grupos sulfhídricos de las proteínas). Las plantas que toleran los metales pesados y que tienen la capacidad de acumular grandes concentraciones en sus vacuolas se denominan hiperacumuladoras (Taíz y Zeiger, 2006). Además de este mecanismo, las plantas tolerantes también producen una variedad de compuestos (ácidos orgánicos, aminoácidos y fitoquelatinas) que son capaces de formar complejos con los metales pesados. Las fitoquelatinas son un grupo de polipéptidos combinadores de metales con fórmula general $[Glu\ (-Cis)]_n$ – Gly, donde n es un número de 2-11 (Taíz y Zeiger, 2006).

En particular el catión Al^{3+} posee diversos efectos directos e indirectos sobre la nutrición mineral de las plantas. El contacto directo de este catión con la raíz provoca una rápida paralización del crecimiento al actuar directamente en la zona de elongación celular. Además el Al^{3+} retiene al P en la superficie radical, haciéndole menos absorbible, y como consecuencia disminuye la actividad respiratoria de la raíz, disminuyendo la absorción, el transporte y la eficiencia hídrica y de absorción de otros nutrientes (Zonta et al., 2006).

Son bastante bien conocidos los efectos favorables de la materia orgánica en las propiedades físicas, químicas y biológicas en los suelos; causa efectos directos e indirectos sobre el funcionamiento y desarrollo del sistema radicular, entre los que se señalan que actúa como fuente de nutrientes minerales, participa en la migración-fijación y complejización de nutrientes, reduce el efecto tóxico de metales (Al, Mn), estabiliza el pH, regula el régimen térmico e hídrico de los suelos y mejora las propiedades físicas de la densidad y estructura del suelo. A lo anterior hay que agregar que los ácidos húmicos de la materia orgánica aumentan la superficie radical y activan la permeabilidad membranal y a las H^+ - ATPasas membranales, por lo que mejoran la absorción hídrica y nutricional de las plantas.

3.4.2. La raíz

La habilidad de las plantas para obtener el agua y los nutrientes minerales desde el suelo depende de su capacidad para desarrollar un extensivo sistema raigal que les permita explorar grandes áreas para obtener el agua y los minerales requeridos; por tanto, la eficiencia para captar recursos está ligada a la capacidad de explorar el medio edáfico en que crece el vegetal. Lo anterior explica por qué en muchas especies de plantas la masa de raíces representa del 20 al 50 % del peso seco total; pero en condiciones de poca disponibilidad de nutrientes y agua las plantas desarrollan profusos y profundos sistemas radicales, los cuales pueden representar hasta el 90 % de peso total (Salisbury y Ross, 1994, 2000).

La arquitectura o morfología del sistema radical es muy variable. Así en 1937 Dittmer, examinando el sistema raigal de una planta de centeno de invierno, después de 16 semanas de crecimiento, estimó que la planta tenía 13 x 10^6 raíces primarias y laterales que se extendieron

en más de 500 km de longitud y cubrían 200 m^2 de área superficial; además estimó que la planta de centeno tenía 1010 pelos radicales cubriendo otros 300 m^2 de área superficial. En las plantas de cultivo anuales, las raíces usualmente crecen hasta una profundidad que varía entre 0,1 y 2,0 m, y lateralmente se extienden a distancias de 0,3 a 1,0 m (Zonta et al., 2006); en árboles plantados a 5 m de distancia se observa un mayor sistema radical que puede alcanzar una longitud total de 12 a 18 Km (Taíz y Zeiger, 2006). Las raíces pueden crecer de manera sistemática durante el ciclo de vida de la planta.

Aunque la morfología y los hábitos de crecimiento y desarrollo de los sistemas radicales son controlados genéticamente -lo que explica las grandes diferencias de forma de los sistemas radicales entre las especies- también influyen sobre las dimensiones del sistema radical las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, así como los factores atmosféricos, especialmente la temperatura y la radiación solar. En cuanto a la estructura de la raíz, Fernandes y Souza (2006) plantean que las plantas superiores presentan dos grandes superficies, la parte aérea superior y la raíz, las que son como una imagen especular una de otra, ligadas por un sistema de vasos conductores (xilema y floema) para la comunicación entre ambas superficies (Figura 3.1).

En el proceso de absorción de los nutrientes minerales prácticamente participan todas las partes del sistema radical, pero hay consenso entre los fisiólogos en cuanto a que el rol protagónico lo tienen las raíces filamentosas jóvenes y los pelos radicales.

Para estudiar el comportamiento de las raíces (crecimiento, fenología, morfología, actividad) se han ideado rizotrones y grandes cámaras subterráneas. Pero como resultan caras para construir y mantener, los científicos han creado los minirizotrones o periscopios radiculares, tubos plásticos transparentes que permiten mediante espejos con lentes especiales o una mini-cámara de video monitorear el crecimiento radical a lo largo de la superficie de suelo que explora.

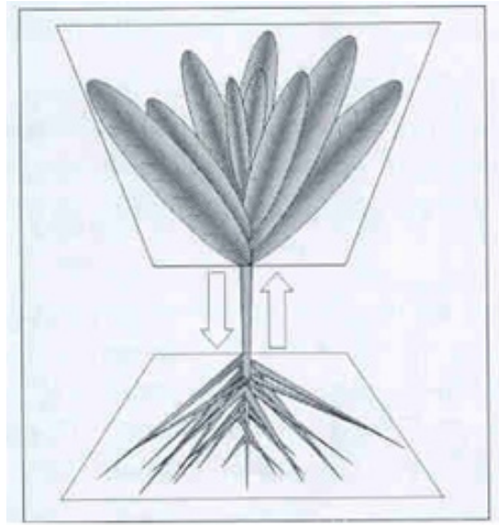


Figura 3.1. Las plantas superiores presentan dos grandes superficies, que son como una imagen una de otra, ligadas por un sistema de vasos conductores para la comunicación entre ellas. Fuente: Fernandes y Souza (2006).

3.4.3. Los microorganismos del suelo

La microflora del suelo es uno de los factores que incide en la fertilidad de los suelos, por lo que influye en la nutrición mineral de las plantas. Los microorganismos presentes en la zona de los sistemas radicales (rizosfera) de las plantas superiores, en asociación con las raíces (simbiosis) o indirectamente mediante su actividad biológica, realizan una contribución importante a la absorción de solutos orgánicos e inorgánicos por parte de las plantas y a la disponibilidad de los nutrientes minerales para ellas. Entre los microorganismos beneficiosos destacan diferentes hongos, bacterias y algas.

Entre los macroorganismos debe citarse a las lombrices, que tienen múltiples efectos sobre las propiedades físicas y químicas de los suelos, por consiguiente inciden en la nutrición raigal de las plantas.

Los hongos y bacterias establecen fenómenos de simbiosis con las raíces de las plantas, denominándose la primera micorriza y la segunda bacteriorriza (Rubin, 1984). Una micorriza es una asociación simbiótica entre un hongo no patógeno o poco patógeno y células vivas de la raíz, en la que el primero recibe compuestos orgánicos de las células vegetales y mejora la absorción de agua y minerales por la raíz. Los estudios mejor documentados sobre las micorrizas revelan que la absorción de fosfatos es la más beneficiada, aunque contribuyen a la toma de otros nutrientes por las plantas.

Está demostrado que las micorrizas arbusculares mejoran el desarrollo del sistema radical, lo que implica mayor eficiencia en el proceso de absorción de nutrientes minerales, entre los que destacan los microelementos esenciales como Zn, Cu, B, Mo, Fe, Mn y también macronutrientes que se difunden lentamente o están en bajas concentraciones y baja disponibilidad en el suelo, como el P y el NH_4. Además mejoran el régimen hídrico e intervienen en el reciclaje de nutrientes a través de la biomasa del micelio fungoso y de las esporas del hongo, lo que se une al incremento de la biomasa de la planta hospedera como resultado de la simbiosis. A pesar de que las micorrizas arbusculares, como alternativa agroecológica en los sistemas de producción agropecuarios, benefician a las plantas, el suelo y el medio ambiente en general, su empleo en la práctica agrícola no posee una amplia aplicación en la generalidad de los países de América Latina.

Por último, en la nutrición mineral de las plantas un rol muy significativo lo juegan bacterias fijadoras de nitrógeno, especialmente las que forman asociaciones simbióticas con plantas superiores, a las que proveen de nitrógeno y a cambio reciben otros nutrientes y carbohidratos.

3.5. La absorción mineral

Los nutrientes llegan a la superficie de las raíces a consecuencia del flujo de agua que se mueve desde zonas de mayor potencial hídrico (suelo) hacia aquellas con menor potencial. Una vez que los nutrientes minerales llegan a las raíces penetran por dos rutas o vías, los espacios conocidos como apoplasto (espacio externo a las células, sus paredes celulares) y simplasto (espacio interior de las células, citoplasma y vacuola) hasta alcanzar el tejido conductor del xilema para llegar a la parte aérea de la planta. En la Figura 3.2 se presenta el recorrido de los minerales a través del apoplasto y del simplasto de acuerdo con Fernandes y Souza (2006). Debe destacarse que en la figura no se incluyen a las acuaporinas y que los resultados de las investigaciones en los últimos años (Gomes et al., 2009; Chaumont y Tyerman, 2014; Li et al., 2014) les confieren roles importantes en el control del movimiento hídrico entre las células y órganos; es decir, desempeñan un papel clave en la regulación hidráulica y en la regulación del transporte de nutrientes en las raíces y hojas, transportan gases disueltos como dióxido de carbono y metaloides como los ácidos bórico y silícico.

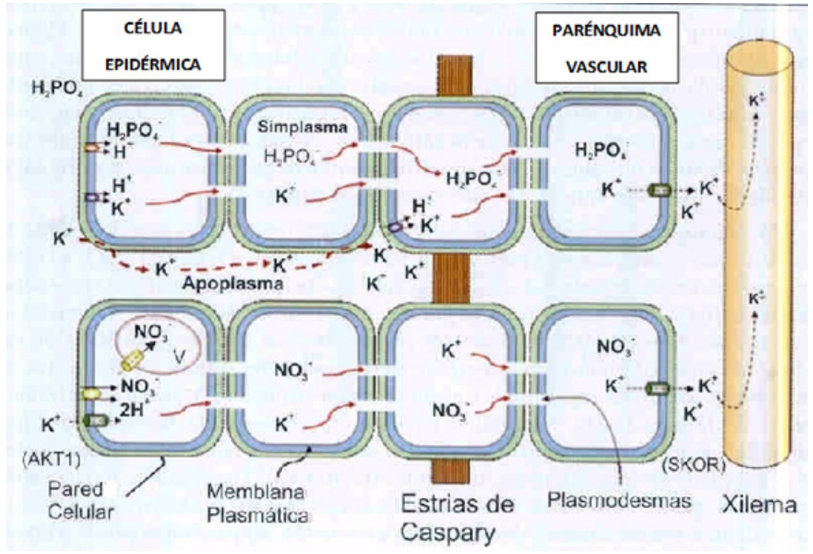


Figura 3.2. Representación del movimiento iónico desde la solución del suelo hasta el xilema por las vías del apoplasto y el simplasto. Fuente: Fernandes y Souza (2006).

Es conveniente acotar que el apoplasto juega otras funciones importantes y no solo como espacio de transporte; además puede almacenar nutrientes minerales que se fijan o adsorben en las paredes celulares; confiere tolerancia en algunas plantas a metales tóxicos (Al, Mn) y constituye un espacio colonizado por microorganismos que pueden contribuir a la nutrición mineral de las plantas.

El movimiento iónico y molecular entre los diferentes compartimentos en los sistemas biológicos hoy en día se conoce como transporte y debe entenderse como el movimiento de los solutos (inorgánicos y orgánicos) a nivel individual de las membranas celulares, entre una planta y su ambiente o el que ocurre de una parte de la planta a otra. El transporte es conducido

y controlado a escala de la membrana celular. Así, el transporte de los solutos orgánicos desde las hojas a la raíz de una planta se conduce y controla por el transporte membranal en las células floemáticas de las hojas y en el floema de las células radicales que almacenan fotoasimilatos.

También el transporte iónico desde las raíces hacia las hojas resulta gobernado por el transporte iónico membranal en las células radicales y foliares inmediatas o en comunicación con el tejido conductor xilemático.

En resumen, la absorción mineral que realizan las células radicales debe entenderse como un proceso de transporte conducido y controlado a nivel membranal en las células de este órgano, especializado en la absorción de agua y nutrientes minerales.

3.6. Permeabilidad celular

Las células vegetales están separadas de sus ambientes por una membrana constituida de dos capas de lípidos y proteínas, conocida como plasmalema. Esta delgada capa separa el protoplasma o citosol, medio relativamente constante, de su ambiente externo altamente variable. Su misión biológica es regular y promover el intercambio continuo de moléculas e iones (solutos) entre la célula y su medio ambiente; también está especializada en recibir y transmitir información del ambiente -lo que incluye a las señales moleculares que llegan desde otras células- y la presencia de patógenos invasores. Segundo a segundo le corresponde a la membrana plasmalema el control de la proporción del movimiento de la multitud de solutos que llegan a las células o salen de ellas.

Todo lo señalado concerniente al plasmalema también es válido para las membranas internas que separan o delimitan los compartimentos (vacuola y orgánulos funcionales) dentro de cada célula de la planta.

La permeabilidad membranal, definida como la capacidad de la membrana para permitir o restringir el movimiento de las sustancias a través de ella de forma selectiva y diferencial, es una de las propiedades que posee la célula (y en consecuencia, la planta) que permite regular los procesos de transporte desde el exterior hacia su interior y viceversa. La permeabilidad depende de la composición y el grosor de la membrana, de la naturaleza química del soluto y de la actividad biológica.

La difusión de solutos a través de las membranas celulares desarrolla un potencial de membrana que se denomina potencial de difusión y cuyo rol en el transporte mineral en las plantas se analizará más adelante.

La membranología explica la permeabilidad condicionada por el conjunto de procesos que integran la actividad protoplasmática. Es decir, el metabolismo celular es el factor que determina y regula la entrada y salida de sustancias, su selección, acumulación y distribución en los orgánulos celulares.

Las investigaciones con átomos marcados han permitido establecer que al interior de la célula penetran compuestos inorgánicos, azúcares, ácidos orgánicos, aminoácidos, urea, proteínas, fermentos, antibióticos y vitaminas; estos son compuestos de naturaleza orgánica para los cuales las membranas celulares son permeables y con frecuencia son absorbidos desde el exterior por parte del sistema radical de las plantas.

Abundante es la información que establece que el nivel de permeabilidad celular depende de las propiedades genéticas de la planta, de su edad, su estado fisiológico y el carácter general de su metabolismo. La permeabilidad celular es una propiedad dinámica e inconstante; puede cambiar con el estado interno de la célula, así como por influencia de factores naturales y artificiales. Así, el aumento brusco de la permeabilidad celular está vinculado normalmente con un estado patológico de la célula y antecede a la muerte del organismo. Es frecuente que la permeabilidad disminuya por influencia de algún factor de poca intensidad, mientras que al intensificarse el efecto del mismo factor provoca el aumento de la permeabilidad celular. Es consenso científico generalizado que la respiración desempeña el papel decisivo en la regulación de la permeabilidad.

La permeabilidad es diferente entre las distintas membranas y también es diferente la permeabilidad en las distintas partes de una misma membrana.

Los elementos minerales esenciales son absorbidos en forma iónica. La permeabilidad es diferente para los aniones y cationes; se ha establecido que para los aniones la permeabilidad es tanto mayor cuanto menor es el grado de disociación de las sales. Cuanto mayor es la carga eléctrica del ion, menor es la permeabilidad. A mayor grado de hidratación de los iones disminuye la permeabilidad del protoplasma.

Tempranamente los estudios de comparación de la composición iónica del jugo celular con respecto a la del medio exterior permitieron establecer los dos rasgos esenciales del proceso de

absorción iónica, a saber, la selectividad y la acumulación. En la Tabla 3.9 puede observarse este comportamiento en la absorción, la acumulación y el movimiento iónico en habichuela y maíz. Con frecuencia la proporción en que son absorbidos los elementos minerales es muy diferente a la que se encuentra en el exterior celular; por otra parte, los aniones y cationes se acumulan a concentraciones muy superiores a las que se encuentran en la disolución del suelo, mientras otros minerales son o pueden ser prácticamente excluidos de la planta.

Tabla 3.9. Cambios en la concentración iónica de la solución nutritiva y en la presión de la savia radicular de plantas de maíz y habichuela

	Concentración externa (mM)			Concentración en la savia radical (mM)	
		Después de 4 días			
Ion	Inicial	Maíz	Habichuela	Maíz	Habichuela
K	2,00	0,14	0,67	160	84
Ca	1,00	0,94	0,59	3	10
Na	0,32	0,51	0,58	0,6	6
P	0,25	0,06	0,09	6	12
N	2,00	0,13	0,07	38	35
S	0,67	0,61	0,81	14	6

Fuente: Marschner (1995).

La absorción iónica selectiva y la acumulación de iones en el jugo celular no puede ser explicada por un proceso de transporte pasivo, sino que la absorción iónica es un proceso regulado metabólicamente a nivel de membrana celular (plasmalema) y depende de las propiedades de baja permeabilidad iónica y de la existencia a nivel de membranas de sistemas que mediante el consumo de energía metabólica (transporte activo) posibilitan la penetración de los iones al interior de la célula.

Las investigaciones sobre absorción de solutos por las células en las plantas y su transporte a través de las membranas, han demostrado que:

º Los solutos esenciales para el funcionamiento de la planta pueden ser absorbidos con elevada rapidez y durante periodos prolongados, y acumularse en el interior de la célula en concentraciones extraordinariamente superiores a las que se encuentran en el ambiente donde crece la planta. En la naturaleza, para la mayoría de las plantas la concentración de K^+ en las células es la más elevada y la mayor permeabilidad membranal es para este soluto, que puede acumularse en el interior celular hasta una concentración 25 mM (1 % del peso seco de la célula) aun cuando se conoce que la concentración de este nutriente en los suelos más fértiles no rebasa la concentración de 0,1 mM, lo que indica una razón de acumulación de 250 a 1.

º La absorción mineral es selectiva y específica. Las células vegetales tienen la capacidad de seleccionar los solutos que pasarán a su interior mediante transporte específico membranal. Es decir, las plantas tienen la capacidad de discriminar o excluir los solutos presentes en el medio en que crecen, a través de los procesos de absorción y transporte a nivel de membrana.

º Después que el soluto ha sido transportado al interior de la célula (citoplasma, vacuola, orgánulo) el transporte inverso o fenómeno de desorción ocurre lentamente. O sea, los iones y moléculas una vez que son absorbidos no escapan con facilidad desde la planta. En condiciones naturales, en ocasiones, las plantas desorben solutos por sus sistemas radicales. Esta desorción es especialmente activa en la oscuridad y puede exceder a la entrada; ello puede explicarse por carencia de carbohidratos, para que la respiración libere la energía requerida por el transporte de solutos (iones y moléculas) hacia el interior celular.

º En el transporte de solutos hacia el interior celular el factor concentración tiene una influencia importante. En las plantas cultivadas la absorción de los solutos esenciales para su funcionamiento se incrementa a medida que aumenta la concentración del soluto (ion, molécula) en el intervalo de baja concentración o concentración fisiológicamente aceptable, que se corresponde por lo general con la existente en los suelos y que suele ser de alrededor de 0,1 mM. A concentraciones superiores no hay aumento de la captación de solutos, sino que la velocidad de penetración se estabiliza, siempre que no se alcancen niveles de toxicidad.

La acumulación, selección y especificidad, la limitada desorción y el incremento del transporte de solutos para aumentar la concentración hasta valores relativamente tan grandes como 0,1 mM constituyen sólidos argumentos a favor del carácter activo del proceso de absorción o transporte a través de las membranas celulares.

3.7. Potencial de membrana

Anteriormente se señaló la existencia del potencial de difusión de la membrana, generado por la difusión del soluto a través de ella. Siempre se cumple que para cualquier soluto sin carga, la diferencia de concentración a ambos lados de la membrana determina el gradiente de potencial químico membranal. Por otra parte, en presencia de solutos con cargas eléctricas (iones minerales y orgánicos) se tiene otro factor implicado en el gradiente total, potencial electroquímico o electropotencial.

El gradiente de potencial de la membrana estará determinado por los potenciales químico y eléctrico, que se deben a diferencias de concentración y de carga de los solutos a ambos lados de la membrana. El gradiente potencial membranal se conoce indistintamente como potencial de difusión o potencial electroquímico. Se ha encontrado que el potencial de membrana de las células vegetales es negativo y pequeño, del rango de -130 a -110 mV.

3.7.1. El transporte de protones como factor determinante del potencial de membrana

Las células de los tallos y raíces de las posturas tienen un potencial de membrana de -130 a -110 mV; sin embargo, cuando se calculan sus potenciales de difusión, usualmente sólo alcanzan de -8 a -50 mV. Existe un componente adicional de voltaje y está demostrado que obedece a la acción de bombas electrogénicas que transportan iones en una dirección sin un movimiento compensatorio de cargas, generando de este modo una diferencia de potencial eléctrico. En las plantas, las bombas electrogénicas son fundamentalmente transportadores de protones; se trata de ATPasas de membrana que bombean H^+ utilizando la energía metabólica en forma de ATP. El transporte protónico (H^+) a través de la membrana provoca su polarización, creando un potencial eléctrico negativo en la cara interna del plasmalema. La polarización del plasmalema permite de esta manera el transporte iónico a través de esta membrana. También se han identificado bombas de Na^+ y Ca^{2+} (ATPasas sódicas y cálcicas) que bombean estos iones hacia el exterior, haciendo aún más negativo el potencial de membrana.

Las ATPasas de membrana consumen ATP para bombear los H^+ y de esta manera aseguran que este transporte proporcione la energía necesaria para la absorción de los elementos minerales esenciales a través del plasmalema y del tonoplasto de la vacuola, así como en las membranas de los orgánulos fotosintéticos y respiratorios.

3.7.2. Proteínas de transporte en las membranas

Se ha demostrado que las membranas biológicas poseen mayor permeabilidad para los iones y las moléculas polares que las membranas artificiales lipídicas; la causa es que las primeras poseen en su estructura proteínas transportadoras que facilitan el movimiento de los iones y otras moléculas de naturaleza polar. Las proteínas membranales de transporte se clasifican en tres categorías principales: transportadores, canales iónicos y bombas. Un resumen de ellas aparece en la Figura 3.3.

Las proteínas membranales de transporte tienen la misión de transportar los solutos inorgánicos y orgánicos imprescindibles para el metabolismo y el fisiologismo, ya que estos solutos no pueden difundir libremente a través de la capa lipídica característica de todas las membranas biológicas.

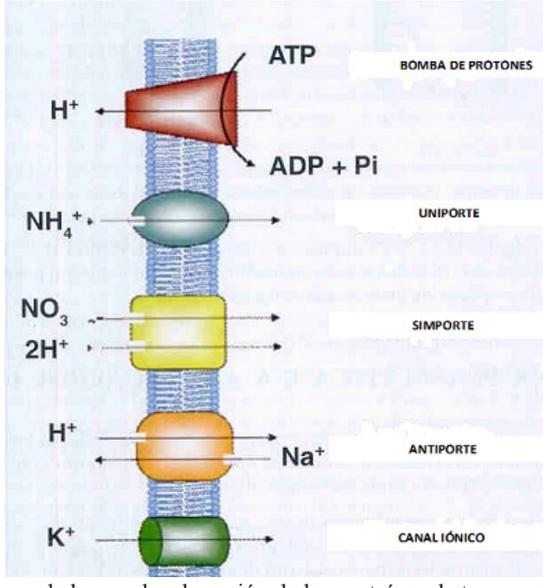


Figura 3.3. Resumen de los modos de acción de las proteínas de transporte en las membranas. Fuente: Fernandes y Souza (2006).

3.7.2.1. Transportadores

Los transportadores de iones y otros solutos membranales son macromoléculas de naturaleza proteica integradas en las membranas celulares (plasmalema y tonoplasto). Se les considera con selectividad específica para los solutos que transportan, por lo que se afirma que son de gran diversidad en las células vegetales. La Figura 3.4 representa el mecanismo de actuación de los transportadores.

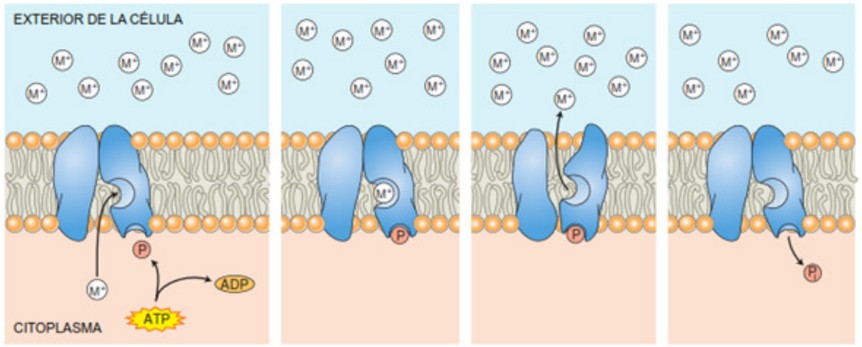


Figura 3.4. Mecanismo de actuación de los transportadores. Fuente: Taíz y Zeiger (2006).

Se considera que los transportadores son específicos para una familia de solutos; así en las plantas un transportador de K^+ a nivel del plasmalema puede transportar Rb^+ y Na^+, siendo usualmente preferido el K^+. Pero este transportador de K^+ será completamente inefectivo en el transporte de aniones monovalentes.

Las proteínas transportadoras se unen selectivamente a los iones o moléculas en una de las caras de la membrana y sufren determinados cambios conformacionales que permiten al soluto -ion o molécula- permear la membrana. Típicamente los transportadores pueden transportar de 100 a 1000 iones o moléculas por segundo, lo cual es alrededor de 106 veces inferior al transporte que ocurre a través de canales. El transporte realizado por transportadores, a diferencia del transporte a través de canales, puede ser de naturaleza pasiva o activa, por lo que este tipo de transporte es útil para un mayor rango posible de sustancias.

3.7.2.2. Canales iónicos

Los canales iónicos son proteínas transmembranales con una fracción embebida en el interior membranal y el lumen; tienen sitios cargados eléctricamente y constituyen un mecanismo de transporte a gran velocidad (10^6 a 10^8 moléculas por segundo) por lo que reducen el consumo de energía para el transporte iónico y funcionan como poros selectivos que transportan iones, sin que ocurran cambios conformacionales en la proteína (Zimermann y Sentenac, 1999). El transporte a través de los canales es de naturaleza pasiva, ocurre a favor del gradiente electroquímico. Sin embargo los canales usualmente no permanecen abiertos por períodos largos; tienen "puertas" que abren y cierran el poro en respuesta a señales externas (Figura 3.5). En respuesta a los estímulos prolongados los canales se distinguen sobre el fundamento de cuánto tiempo permanecen abiertos.

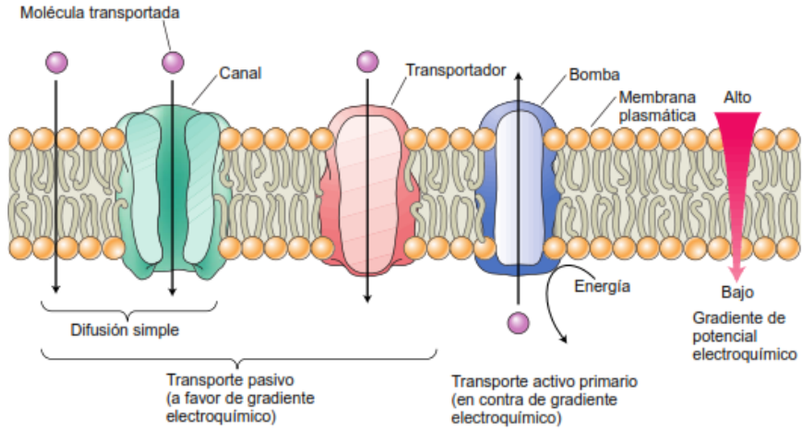


Figura 3.5. Mecanismo de funcionamiento de los canales iónicos. Fuente: Taíz y Zeiger (2006).

Los canales iónicos se activan a partir de un determinado potencial membranal, o sea abren a un umbral de potencial y por debajo del valor umbral permanecen cerrados. Según Fernandes y Souza (2006) el canal iónico puede abrir con un potencial membranal más negativo que -200 mV y cierra con un potencial más positivo de -100 mV; por ello afirman que los canales iónicos ayudan a controlar el potencial de membranas y participan en la transducción de información en las plantas.

Los canales poseen capacidad selectiva para el transporte iónico y de otros solutos. Algunos son de mayor selectividad con respecto a otros que pueden transportar varias especies. Hay canales iónicos para los cationes y aniones, para moléculas orgánicas y sus aniones, y para el agua. Es necesario acotar la existencia de canales para el transporte de agua a través de las membranas (acuaporinas) a los que se ha hecho referencia en el capítulo anterior.

Los canales iónicos están localizados en las membranas plasmalema (citoplasma) y tonoplasto (vacuola) y en distintos y específicos órganos de la planta. En la membrana plasmática de las células guardas estomáticas se han caracterizado dos tipos de canales proteínicos aniónicos, a saber: un tipo rápidamente activado (R-type) y otro tipo lentamente activado (S-type). El primero abre y cierra rápidamente, mientras el segundo permanece abierto durante el tiempo que dura el estímulo iónico. También a nivel de las células guardas de los estomas de *Vicia faba* se han identificado canales iónicos para el K^+, los que se abren intermitentemente durante la acumulación de este ion que produce el potencial de soluto necesario para que se abra el estoma; el tiempo de apertura del canal dura de 7 a 20 milisegundos. En las células epidérmicas y corticales de la raíz aparecen los canales codificados por los genes AKT1, que son posiblemente los que participan en el transporte de alta afinidad por el K^+ (Fernandes y Souza, 2006). Estos autores precisan que canales que aceleran la salida de iones desde las células -localizados preferentemente en las células del periciclo y el parénquima vascular, y codificados por el gen SKOR- son los responsables de la liberación del K al espacio libre, donde será translocado por el xilema. También en las células de la raíz, Roberts (2006) informa la existencia de canales iónicos para transporte de aniones para el eflujo hacia apoplasma del parénquima estelar. Fernandes y Souza (2006) informaron sobre canales iónicos en la raíz para el eflujo de ácidos orgánicos en respuesta a la presencia de metales pesados como el Al^{3+} o la deficiencia de fósforo. También en el tonoplasto operan canales iónicos para el transporte de K^+, Ca^{2+} y los aniones NO_3^-, Cl^- y el malato.

3.7.2.3. Bombas

Las bombas de transporte de iones y moléculas a través de las membranas son también de naturaleza proteica. Se diferencian de los canales y transportadores porque este transporte se acopla directamente a la energía metabólica, por lo que el transporte de solutos por las bombas ocurre en contra del gradiente de concentración o el potencial electroquímico de membrana. Las bombas al igual que los transportadores realizan transporte selectivo y específico de solutos, o sea, facilitan el paso selectivo de los iones a través de la membrana por sitios específicos en contra del gradiente de concentración con la utilización de energía a partir de la hidrólisis de ATP o de una reacción de oxidación-reducción; por ello se considera este como el transporte activo primario en las membranas celulares de las plantas (Figura 3.6).

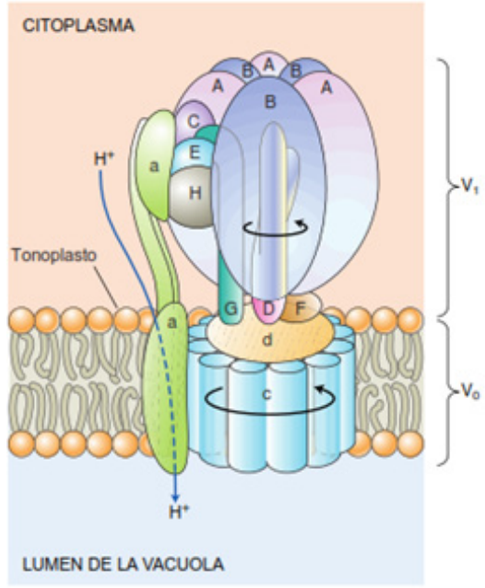


Figura 3.6. Bomba electrogénica de protones de hidrógeno ATPasa a nivel de la membrana vacuolar. Fuente: Taíz y Zeiger (2006).

En las membranas plasmalema, tonoplasto, en las de los orgánulos celulares y en las células guardas de los estomas, el H^+ es el principal ion que es bombeado electrogénicamente a través de la membrana.

El bombeo de H^+ en la membrana plasmática es hacia fuera y en el tonoplasto es hacia dentro, creando un gradiente de potencial eléctrico y un gradiente de pH a expensas de la hidrólisis de ATP. Este gradiente de potencial electroquímico de H^+, es conocido como fuerza motriz protónica, la cual conduce el transporte de aniones, cationes y moléculas neutras en contra del gradiente de concentración, dando lugar al transporte activo secundario.

El transporte activo secundario es realizado por un transportador proteínico transmembranal que combina por un sitio un determinado soluto y por otro un H^+. En este tipo de transporte encontramos el uniporte, simporte y el antiporte. El primero realiza el transporte de un soluto o ión, el segundo transporta dos solutos en la misma dirección; mientras, el tercero traslada el soluto en una dirección y el protón H^+ en la otra.

En el antiporte ingresan a la célula aniones y algunas sustancias orgánicas como sacarosa y aminoácidos y mediante el contratransporte se produce la secreción de cationes y el ingreso a la célula de H^+. Así el ion H^+ circula a través de la membrana, hacia fuera por acción del transporte activo primario y hacia el interior por transporte activo secundario (Figura 3.7).

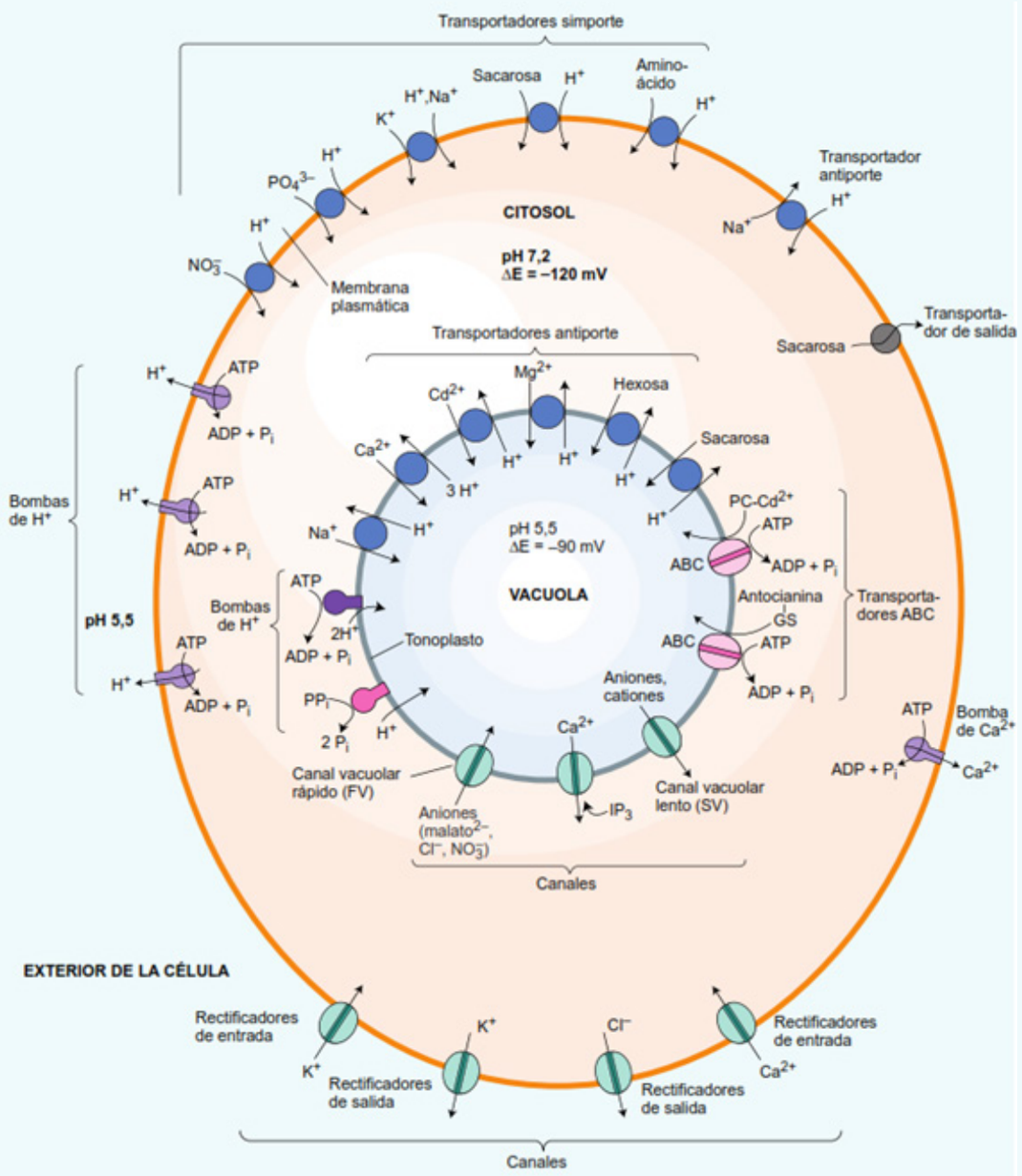


Figura 3.7. Transportadores de solutos antiporte, simporte, bombas y canales en las membranas plasmalema y tonoplasto. Fuente: Taíz y Zeiger (2006).

3.7.3. Transporte de grandes moléculas orgánicas

El transporte de proteínas a través de las membranas de los diferentes organelos es un fenómeno común y frecuente. La mayor parte de la síntesis proteica tiene lugar en los ribosomas del citoplasma y desde aquí las proteínas deben moverse hacia el núcleo, los cloroplastos, las mitocondrias, el retículo endoplasmático, los peroxisomas, los glioxisomas, las vacuolas y la pared celular.

Actualmente se conoce otra gran familia de proteínas de transporte activo, las que energizadas con la hidrólisis de ATP transportan grandes moléculas orgánicas a través de las membranas y son llamadas transportadores ABC (ATPbinding cassette, por sus siglas en inglés). Los transportadores ABC son capaces de usar la energía de la hidrólisis del ATP de manera directa para bombear moléculas orgánicas a través de la membrana y ello ocurre con total independencia del ya explicado gradiente de H^+ transmembranal del potencial electroquímico, responsable del transporte iónico y de pequeñas moléculas orgánicas.

3.8. Asimilación de los nutrientes minerales

Una parte esencial del estudio de la nutrición mineral es la asimilación de los nutrientes minerales esenciales para el ciclo de vida de la planta. Por asimilación mineral debe entenderse la incorporación de nutrientes minerales en la estructura de sustancias orgánicas, entre las que se pueden citar los pigmentos, los cofactores enzimáticos, las proteínas, los lípidos, los ácidos nucleicos y los aminoácidos.

Entre los procesos de asimilación de los nutrientes se destacan los del nitrógeno y el azufre, que se realizan en series complejas de reacciones metabólicas con grandes requerimientos energéticos. Así en el proceso de reducción del nitrógeno (NO_3^- donde el número de oxidación del nitrógeno es +5) hasta NH_4^+ (número de oxidación del nitrógeno N: -3) y finalmente su incorporación a la amida glutamina, se consume el equivalente a 12 ATP por mol de NO_3^- según Bloom et al. (1992) y de hasta 17 ATP según Marschner (1995); este autor señala que la importancia de la reducción y asimilación del NO_3^- para la vida de la planta es similar a la que tiene el proceso de reducción del CO_2 en la fotosíntesis. Por otra parte la asimilación de 1 mol de SO_4^{2-} hasta el aminoácido cisteína consume alrededor de 14 ATP (Hell, 1997).

La asimilación de otros nutrientes esenciales -especialmente los cationes considerados macro y micronutrientes- comprende la formación de complejos con compuestos orgánicos, entre los que se puede citar el Mg^{2+} asociado a la clorofila, el Ca^{2+} formando los pectatos en la pared celular y el Mo^{6+} asociado a enzimas como la nitrato reductasa (NR) y la nitrito reductasa (NiR). Según Taíz y Zeiger (2006) estos complejos son altamente estables y cuando se separa el nutriente de ellos puede resultar en pérdida total de su función.

3.9. El nitrógeno

Las plantas absorben el nitrógeno fundamentalmente en forma de nitrato ($NO3^-$) o como ion amonio (NH_4^+). Las especies vegetales muestran diferencias acentuadas en la preferencia y/o tolerancia hacia las formas de nitrógeno. También está demostrada la capacidad vegetal para absorber algunos de los compuestos orgánicos del nitrógeno disueltos en agua, entre los que se destacan la urea, las bases orgánicas y los aminoácidos, entre estos la asparraguina y la arginina. Algunos de estos compuestos son absorbidos por las raíces incluso con mayor velocidad que el nitrógeno nitrático y amoniacal de acuerdo con Rubin (1984), pero su contribución a los requerimientos de nitrógeno de las plantas es pobre.

Muchas especies silvestres, así como las plantas cultivadas, absorben las mayores cantidades de N en forma de NO_3^-. Por el contrario las coníferas y los pastos absorben casi todo el N que requieren en forma de NH_4^+. Las leguminosas (casi 20 000 especies) fijan y asimilan el nitrógeno molecular a través de la asociación simbiótica con diferentes especies de bacterias. También otras especies de plantas (árboles y arbustos) tienen la capacidad de fijar N al formar asociación simbiótica con cianobacterias y actinomicetos.

La absorción o transporte del NO_3^- al interior de las células radicales es principalmente de naturaleza activa, pues se reduce notablemente cuando se inhibe la síntesis de ATP. Los estudios del potencial de membrana han demostrado que el NO_3^- es cotransportado con H^+ con una estequiometría de $2H^+$ por cada NO_3^-, lo que explica la alcalinización del suelo cuando las plantas absorben nitrato (Maldonado, 1996; Fernandes y Pereyra, 1995). Tomando en cuenta la expulsión de 1 H^+ al exterior celular por la ATP-asa, bomba protónica de la membrana plasmalema, entonces para la absorción de 1 mol de NO_3 por la planta se requieren 2 moles de ATP (Figura 3.8). Sin embargo, debe recordarse que el costo energético de la absorción aniónica depende de la concentración iónica en el interior y exterior celular, así como del potencial transmembranal. El costo energético para la absorción del NO_3 por plantas de cebada desde una solución exterior de una concentración de 14,3 μM y en contra de un potencial transmembranal de –150mV fue de 20 $Kj.mol^{-1}$ (Glass, 1989). Se han encontrado tasas de

absorción de NO_3 que varían desde 1,8 a 2,1 µmolg-1peso fresco.h-1; sin embargo, en plantas deficientes de N las tasas han sido tan altas como de 9,6 a 10,1µmol.g-1peso fresco.h-1 (Lee y Rudge, 1986). La concentración de NO3 celular puede estimular o reprimir su absorción (Siddiqi et al., 1989). Una concentración hasta de 50 µmol.g-1 celular estimula la absorción y concentraciones superiores la deprimen (Fernandes y Pereyra, 1995).

El transporte de iones NO_3- del citoplasma al interior vacuolar ocurre a través de canales iónicos y en sentido inverso ocurre a través de un sistema simporte, debiendo generarse el gradiente protónico matriz desde el interior al exterior del tonoplasto por una bomba de protón-ATPasa (Fernandes y Pereyra, 1995); mientras, la absorción de NH_4+ ocurre a través de un sistema uniporte y se piensa que es de naturaleza pasiva. En plantas de cebada y trigo, las tasas de absorción del NH_4^+ son de 2,5 y 7,2 µmol.g-1 peso fresco.h-1, respectivamente. Bajo condiciones de deficiencia de nitrógeno, las mismas plantas mostraron tasas de absorción de 9,6 y 10,8 µmolg-1.h-1 respectivamente (de acuerdo con Fernandes y Pereyra, 1995).

Las plantas pueden almacenar NO_3- y NH_4+ en sus vacuolas y las altas concentraciones resultan tóxicas para el hombre y a los animales. Incluso la alta concentración de NH_4^+ es tóxica para la propia planta, al afectar los gradientes protónicos transmembranales requeridos por la fotosíntesis, la respiración y el transporte de metabolitos hacia la vacuola (Taíz y Zeiger, 2006).

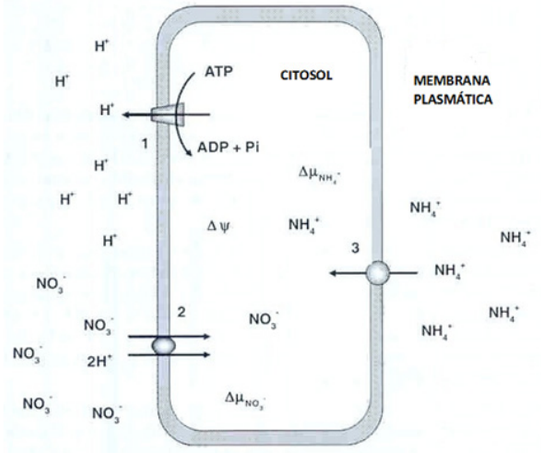


Figura 3.8. Mecanismo de absorción de nitrato y amonio en el plasmalema. 1) Bomba de protones. 2) Transportador simporte nitrato-hidrógeno. 3) Transportador uniporte de amonio. 4) Diferenciales de potencial químico y electrónico. Fuente: Fernandes y Souza (2006).

3.9.1. Asimilación del nitrato (NO3-)

Las plantas asimilan la mayoría del nitrato absorbido por sus raíces en compuestos orgánicos nitrogenados. El primer proceso que ocurre en la asimilación del nitrógeno es la reducción del nitrato, seguida por la asimilación del amonio.

El proceso general de reducción del nitrato a amonio es de naturaleza inorgánica y puede ser resumido con la reacción estequiométrica global siguiente:

$$NO_3^- + 10H^+ + 8e \longrightarrow NH_4^+ + 3\,H_2O$$

El proceso transcurre en dos reacciones consecutivas. En la primera de ellas el NO_3^- es reducido a NO_2^- y es catalizado por la enzima nitrato reductasa (NR). En esta reducción se consumen 2 electrones aportados por NADH o el NADPH en dependencia del sitio en que ocurre (hoja o raíz).

$$NO_3^- + NAD(P)H + H^+ + 2e \xrightarrow[NR]{} NO_2^- + NAD(P)^+ + H_2O$$

La reducción del NO_3^-, por la NR requiere de tres cofactores: FAD, Citocromo y complejo–molibdeno, los cuales se oxidan y reducen de manera consecutiva con el transporte electrónico de NAD(P)H hasta NO_3^-.

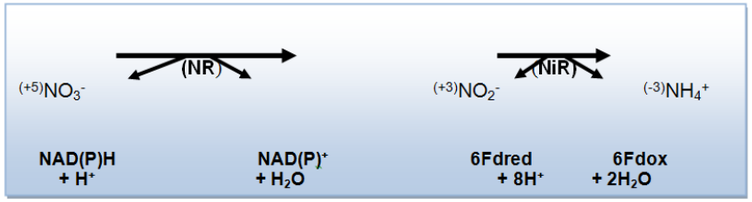
La segunda reacción es la reducción del nitrito a amonio, con la participación de la nitrito-reductasa, representada por la siguiente reacción.

$$NO_2^- + 6Fdred + 8H^+ + 6e^- \xrightarrow[NiR]{} NH_4^+ + 6Fdox + 2H_2O$$

Fd es la ferredoxina (en su forma reducida Fdred y en la oxidada Fdox). La Fdred procede del transporte electrónico en los tilacoides del cloroplasto al igual que el NADPH que participa en la reducción de NO_3^- a NO_2^-.

La nitrito reductasa (NiR) se encuentra en los cloroplastos y en los plastidios de las raíces, orgánulos donde ocurre la reducción del nitrito, ion altamente reactivo y tóxico que procede del citosol. La NiR es un polipéptido de 63 Kda y tiene dos grupos prostéticos: un grupo Fe4S4 y un hemo especializado.

Finalmente la reacción global de la reducción del NO_3^- a NH_4^+ puede representarse por la siguiente ecuación general:



3.9.1.1. Regulación de la absorción y de la reducción del nitrato

La absorción de nitrato y su reducción en las raíces y hojas están reguladas directa o indirectamente por diferentes factores, entre los que se pueden citar: la luz, la concentración del NO_3^- en el medio y en el interior celular, la presencia en el medio de formas reducidas de nitrógeno, la especie de planta y el estadio de crecimiento y desarrollo, entre otros. La presencia de NH_4^+ en el medio suele originar un descenso en la velocidad de absorción del NO_3^-; la velocidad de absorción está también regulada por su concentración tisular.

En la mayoría de las especies las raíces y hojas son capaces de reducir el nitrato, y las raíces pueden reducir entre el 5 y 95 % del nitrato. La proporción de reducción que ocurre entre las raíces y las hojas depende del suministro de nitrato, la especie, la edad de la planta y su estado nutricional. En general, cuando el suministro externo de NO_3^- es bajo, la mayor proporción de la reducción ocurre en las raíces. Al elevarse el abastecimiento externo de NO_3^- la capacidad de reducción al nivel de raíz actúa como factor limitante, translocándose el nitrato hacia las hojas para su reducción. En las zonas templadas, en las especies anuales así como en las leguminosas anuales y virtualmente en todas las perennes, el nitrato es reducido en las raíces, cuando la concentración externa no es mucho mayor que 1mM. En contraste, en las especies anuales y perennes subtropicales y tropicales la mayor proporción de la reducción del NO_3^- ocurre en las hojas aún a bajas concentraciones en el medio y también cuando aumenta (Marschner, 1995).

El sitio en que ocurre la reducción del nitrato puede tener un impacto importante en la economía del carbono en la planta. La reducción y la asimilación del nitrógeno tienen un elevado requerimiento energético y resultan de elevado costo cuando ocurre en las raíces; en términos de ATP el requerimiento es de 15 ATP para la reducción de 1 mol de NO_3^- y adicionalmente de 5 moles de ATP para la asimilación del amonio (Figura 3.9). En la cebada, cuando la mayor proporción de la reducción del N ocurre en las raíces el proceso consume el 23 % de la energía respiratoria, distribuyéndose el 5 % para la absorción, el 15 % para la reducción y el 3 % para la asimilación del nitrógeno reducido, comparado con sólo 14 % para la asimilación cuando el nitrógeno se aplica como NH_4^+.

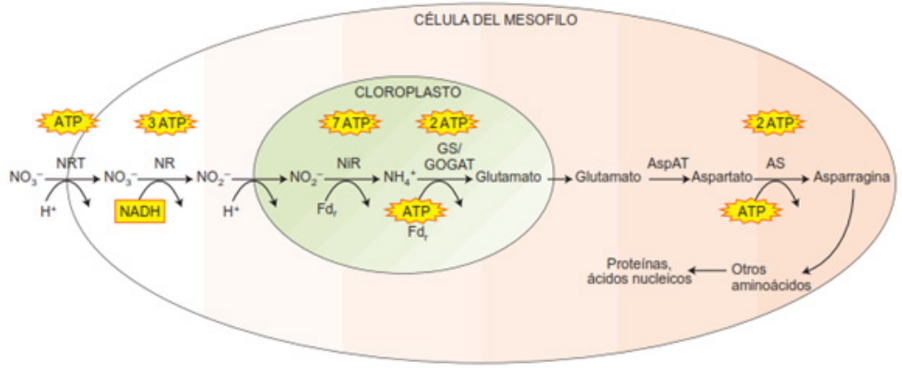


Figura 3.9. Consumo de ATP en el proceso de reducción del NO3 y NH4 al nivel de célula del mesófilo y cloroplasto. Fuente: Taíz y Zeiger (2006).

La edad de la hoja influye en la actividad de la NR. La máxima actividad ocurre cuando la proporción o tasa de expansión celular foliar es máxima y a partir de este momento la actividad de la NR declina rápidamente. Así, en las hojas completamente expandidas la actividad de la NR es usualmente baja aun cuando los niveles de NO3 en ellas sean elevados.

El NO_3^- y la luz resultan los principales factores que controlan la síntesis de nitrato reductasa (NR) y nitrito reductasa (NiR). Generalmente el NO_3^- provoca aumento de las enzimas responsables de la reducción del nitrógeno. La inducción de la síntesis de NR por NO_3^- es un ejemplo magnífico de inducción por sustrato, ya que el inductor también es sustrato para la enzima. La luz, mediante el fotorreceptor fitocromo, tiene también un notable efecto positivo sobre la inducción de la NR y NiR. El efecto inductivo de la luz ocurre únicamente en presencia

del NO_3^-, por lo que se ha sugerido que este último es el verdadero inductor y que la luz, a través del fitocromo activo (Pfr) actúa modulando la transcripción génica inducida por el NO_3^-.

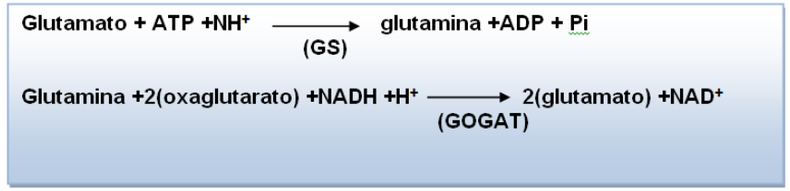
Ya se ha dicho que los procesos de reducción del NO_3^- y asimilación del NH_4^+ consumen gran cantidad de los equivalentes de reducción (NADPH) y ATP formados en la fotosíntesis; por ello es lógico que la síntesis de NR y NiR se estimule por la luz, ya que es cuando mayor disponibilidad energética posee la planta. Se ha descrito un mecanismo de inactivación/activación de la NR por fosforilación/desfosforilación en respuesta a los cambios oscuridad/luz (Maldonado, 1996).

Dado que la fotosíntesis (fase lumínica) aporta los requerimientos energéticos del metabolismo de reducción del CO_2 y del NO_3^- se ha sugerido que las condiciones de baja iluminación o la fructificación de las plantas pueden conducir a una competencia entre la reducción del CO_2 y del nitrato. En cambio, en condiciones de elevada intensidad luminosa y excesiva absorción lumínica (fotoinhibición, fotoxidación) la reducción del nitrato no sólo puede usar la energía de reserva, sino que puede aliviar el estrés por alta intensidad lumínica (Marschner, 1995).

El estado nutricional de la planta en cuanto al molibdeno influye en la reducción del NO_3^- de la planta. La actividad de la NR es muy baja en plantas deficientes en este elemento. Se ha demostrado que si se incuban segmentos foliares de hojas deficientes en molibdeno en soluciones de este mineral, la actividad de la NR se incrementa marcadamente.

3.9.2. Asimilación del amonio (NH_4^+)

En las plantas superiores el NH_4^+ no sólo se genera en la reducción del NO3$^-$, sino que en los procesos metabólicos de la fotorrespiración, el catabolismo de las proteínas y la fijación del N^2 se origina también el ion NH^{4+}. El ion amonio es extremadamente tóxico para las plantas, al actuar inhibiendo la formación de ATP en los procesos de fotosíntesis y respiración. La formación de aminoácidos, amidas y compuestos relativos es la principal vía de detoxificación del NH_4^+ generado en la reducción del NO_3, la fotorrespiración y la catálisis de proteínas.
La asimilación del amonio se realiza en las raíces, los nódulos radicales y las hojas. No obstante los diferentes órganos en que se realiza la asimilación del NH_4, dos enzimas -la glutamina sintasa (GS) y la glutamato sintasa (GOGAT)- conforman un ciclo o vía conocido como glutamina sintasa - glutamato sintasa (GS-GOGAT), que se presenta en las ecuaciones siguientes:



Como las plantas tienen dos tipos de GOGAT (una acepta electrones desde NADH y la otra acepta electrones desde la ferredoxina Fd) la ecuación puede ser:

Glutamina sintasa (GS)
En las plantas superiores la glutamina sintasa (GS) tiene una masa molecular entre 320 y 360 Kda. Hay diferentes formas (isoformas) de GS; de ellas, hay dos en las hojas y una sola en la raíz (GSr). Las GS_1 y GS_2 de las hojas se localizan en el citosol. La GS_1 está involucrada en la síntesis de la amida glutamina de tejidos no fotosintéticos y en hojas senescentes, mientras la GS^2 tiene la función de la asimilación del NH_4^+ de la reducción del NO_3^- y en la reasimilación del NH_4^+ liberado en la fotorrespiración. La luz y la presencia de NO_3^- estimulan la síntesis de la GS_2, no así la de GS_1. En los nódulos radicales de las leguminosas también se han identificado varias isoformas de GS.

Glutamato sintasa (GOGAT)
También existen dos isoformas de la glutamato sintasa (GOGAT) en las plantas superiores: la Fd-GOGAT y la NADH-GOGAT; la Fd y el NADH actúan como donadores de electrones. La Fd-GOGAT es la isoforma más abundante en los tejidos verdes, y en los cloroplastos conjuntamente con la GS_2 tiene la misión de la asimilación del NH_4^+ generado en la reducción del NO_3^- y en la fotorrespiración. Posee como grupos prostéticos al FAD y al FMN acompañados de una agrupación sulfoférrica. El proceso integral de formación de amonio en el tejido y su asimilación por reducción se muestra en la Figura 3.10.

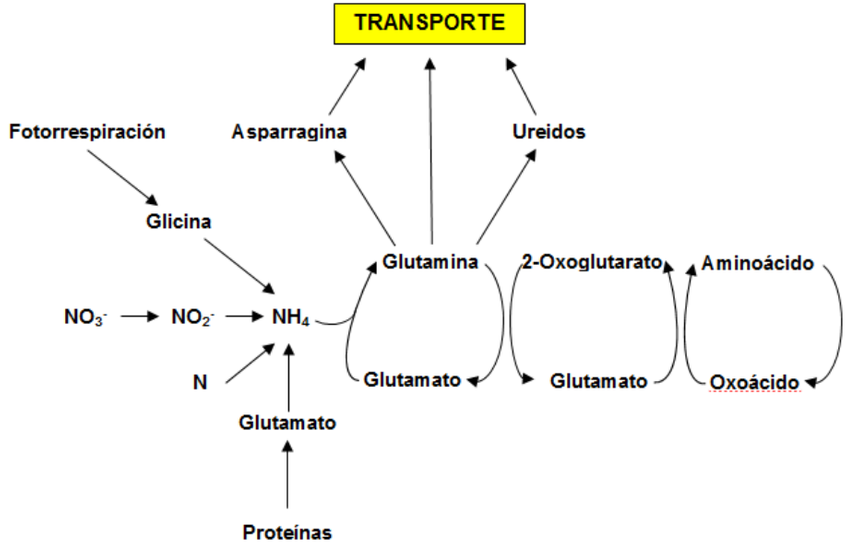


Figura 3.10. Formación del amonio y su asimilación. Fuente: Maldonado (1996).

3.9.3. Absorción de formas orgánicas de nitrógeno por las plantas

Virtanen y Hakala (1949) estudiaron en un grupo de plantas superiores -entre ellas leguminosas- la capacidad de absorber formas orgánicas de nitrógeno, y observaron que cuando algunos aminoácidos eran utilizados como única fuente externa nitrogenada causaban un crecimiento anormal de las plantas.

En general, las formas orgánicas de N no se consideran fuentes directas importantes de N para las plantas en condiciones naturales. La absorción de aminoácidos por las plantas se hace vía simporte con protón y depende de la formación de gradiente de H^+ en la generación de la fuerza motriz protónica por las ATPasas (Fernandes y Souza, 2006). También se ha demostrado que plantas como el arroz pueden absorber directamente proteínas (Matsumoto et al., 1999).

Nasholm et al. (1998) observaron la absorción de N orgánico por parte de árboles y arbustos de la foresta boreal; al respecto Fernandes y Souza (2006) señalan que ese sería un mecanismo importante en esas regiones donde las bajas temperaturas no permiten la mineralización del N orgánico. También Okamoto y Okada (2004) observaron el efecto positivo de la paja y cascarilla de arroz en el crecimiento del sorgo y el arroz, y sugirieron que las necesidades de N del sorgo pueden ser suplidas con la absorción de proteínas, y que el arroz podría también utilizar esa fuente para complementar su nutrición nitrogenada cuando hay deficiencia de ese elemento en el suelo.

3.9.4. Funciones metabólicas del nitrógeno

El N es el elemento mineral esencial que las plantas requieren en mayor cantidad. En dependencia de la especie, fase de desarrollo y órgano, el contenido de N requerido para el crecimiento óptimo varía entre el 2 y el 5 % de la masa seca de la planta, aunque Stanford y Epstein (1974) señalan un 1,5 % como el nivel tisular adecuado requerido por las plantas.

Cuando el suministro de N es inferior al óptimo, el crecimiento se retarda y en la planta el N se moviliza desde las hojas maduras hacia las zonas de crecimiento. El incremento del abastecimiento de N mejora el crecimiento, demora la senescencia foliar y cambia en positivo la morfología de la planta. En condiciones de adecuado suministro de N aportado como nitrato se mejora la tasa fotosintética y se eleva la transpiración en pH alcalino; en pH ácido se reducen las magnitudes de ambos procesos. Al aportar el N como nitrato y amonio a pH básico se reducen las tasas de fotosíntesis y de transpiración, sobre todo en el primero de estos procesos (Tabla 3.10).

El crecimiento foliar se incrementa con la disponibilidad de nitrógeno aplicado como NH_4NO_3; aumentan la longitud, el ancho, el área foliar y la masa foliar como se demuestra para el arroz en la Tabla 3.11. En general, en las plantas anuales y perennes, con abastecimiento elevado de N se incrementa la proporción masa aérea /masa radical.

Tabla 3.10. Efecto del pH y la fuente de nitrógeno en solución nutritiva sobre la tasa de asimilación del CO_2 y de la transpiración para plantas de pepino

pH	Fuente de nitrógeno (mμ)		Tasa de asimilación fotosintética mg CO_2 dm^{-2} h^{-1}	Tasa de transpiración g H_2O dm^{-2} h^{-1}
	Nitrato	Amonio		
6,50	3	0	6,15	2,00
7,75	3	0	6,55	2,18
6,50	3	5	6,60	1,80
7,75	3	5	4,48	1,39

Fuente: Schenk y Wehrmann, 1979 (citados por Marschner, 1995)

En el proceso de asimilación mineral, el N se incorpora como constituyente de muchos componentes celulares, entre los que se incluyen los aminoácidos, las proteínas y los ácidos nucleicos, por lo que juega un rol vital en el crecimiento de las plantas y su deficiencia rápidamente inhibe el crecimiento vegetal. Al ser constituyente de las clorofilas, el síntoma característico de la deficiencia nitrogenada en las plantas es la clorosis de las hojas -especialmente las más viejas, cercanas a la base de las plantas- al ser movilizado el N hacia las hojas jóvenes.

La función metabólica más importante del nitrógeno es su carácter de componente estructural en proteínas, ácidos nucleicos, hormonas vegetales, vitaminas y muchas enzimas. Como constituyente de estos y otros compuestos, el nitrógeno participa en la mayoría de los procesos bioquímicos y fisiológicos del organismo vegetal. También compuestos nitrogenados de bajo peso molecular participan en el transporte a largas distancias de microelementos como el manganeso y el cobre, que se encuentran en el xilema formando quelatos con aquellos.

Tabla 3.11. Efectos del incremento del suministro nitrogenado como NH_4NO_3 sobre las hojas de arroz

	Lámina foliar			
Nitrógeno aplicado ($mg.L^{-1}$)	Longitud (cm)	Ancho (cm)	Area (cm^2)	Peso ($mg\ cm^{-2}$)
5	49,0	0,89	30,6	4,9
20	56,1	1,13	47,8	4,1
200	60,3	1,25	56,1	3,8

Fuente: Yoshida *et al.* (1969)

Otra función del nitrógeno es la contribución que hace el ion nitrato acumulado en las vacuolas al equilibrio entre cationes y aniones. En condiciones de estrés hídrico, osmótico o térmico se acumulan sustancias nitrogenadas como betalaína y prolina, las que pueden contribuir a la osmorregulación celular.

Las poliamidas (putrescina, espermidina y espermina) son compuestos nitrogenados alifáticos de bajo peso molecular y de naturaleza policatiónica, que participan en numerosos procesos de crecimiento y desarrollo de las plantas; entre ellos se incluyen la división celular, la diferenciación de hojas, flores y raíces y la senescencia de órganos. Para algunos fisiólogos las poliaminas constituyen otro grupo de sustancias reguladoras del crecimiento (Tiburcio et al., 1993, Marschner, 1995).

Otro compuesto orgánico nitrogenado de bajo peso molecular es la betaína (también referido como betaína-glicina), importante para la estabilidad de la estructura celular y la osmorregulación. Bajo condiciones de estrés hídrico y salino se estimula la síntesis y acumulación de betaína en el citoplasma, donde actúa como soluto compatible que contrarresta la perturbación osmótica causada por la elevada concentración iónica vacuolar. Además la betaína-glicina protege a las enzimas y a las membranas de su inactivación por una elevada concentración de NaCl. También las plantas en respuesta a las altas concentraciones de metales pesados inducen la síntesis de fitoquelatinas, polipéptidos que tienen elevado contenido de azufre (aminoácido cisteína) y que combinan grandes cantidades de metales pesados. Las fitoquelatinas juegan un rol importante en la detoxificación de los metales pesados. Finalmente hay que señalar que compuestos nitrogenados, en particular aminoácidos (como ligandos) juegan un rol importante en el transporte xilemático a larga distancia de los metales pesados.

3.10. El azufre

3.10.1. Absorción del azufre

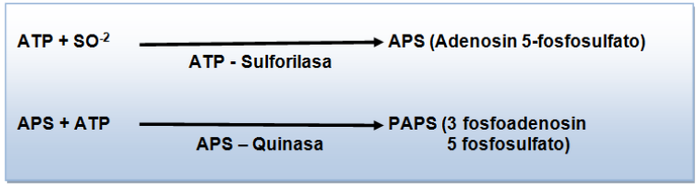
El azufre, elemento mineral esencial, se encuentra en los suelos fundamentalmente en la forma iónica de SO_4^{2-}, siendo este anión el absorbido por las raíces de las plantas superiores; luego es transportado por el xilema a las hojas, donde ocurre su asimilación, dado que la reducción del SO_4^{2-} en la raíz es muy baja. También las plantas pueden absorber por la raíz formas reducidas de sulfato (aminoácidos cisteína y metionina) y por las hojas (estomas y cutículas) pueden penetrar el dióxido de azufre (SO_2) y el sulfuro de hidrógeno (H_2S) en las plantas que crecen en zonas volcánicas, así como en áreas industriales. El SO_2 y el H_2S resultan metabolizados en el interior de las células mesofílicas produciendo acumulación de S tanto inorgánico (SO_4^{2-}) como orgánico (cisteína y glutatión).

La absorción del SO_4^{2-} por las raíces de las plantas ocurre por transporte activo secundario; el SO_4^{2-} es cotransportado al interior de la célula con un exceso de protones H^+ (estequiometría) de $3H^+$ por cada SO_4^{2-}. El transporte o absorción activa del SO^{2-} se debe al mantenimiento del gradiente electroquímico de H^+ por una ATPasa del plasmalema que bombea H^+ desde el citosol hacia fuera (Maldonado, 1996).

3.10.2. Reducción del sulfato y síntesis de cisteína

El proceso de asimilación del azufre ocurre en los cloroplastos y para ello se produce la reducción del ion sulfato (SO_4^{2-} donde S: +6) hasta el nivel de sulfuro (S^{2-}) o de grupo tiol

(-SH) de la cisteína (S: -2); tiene un requerimiento de 8 electrones.
La asimilación del azufre comienza con su activación, proceso en el que el anión SO^{2-} reacciona con el ATP y forma el adenosín 5-fosfosulfato (APS); el APS reacciona con otra molécula de ATP y se forma el 3-fosfoadenosin-5-fosfulfato (PAPS). Las reacciones a partir del APS y PAPS conducen a la formación de compuestos orgánicos sulfurados (aminoácidos cisteína, glutatión) y ésteres sulfúricos de polisacáridos y lípidos. La reducción de una molécula de SO_4^{2-} a grupo –SH de cisteína consume 8 electrones, siendo 6 de ellos donados por la ferredoxina reducida y dos suministrados por el NADPH. El poder reductor (NADPH y Fdred) y los ATP requeridos en el proceso de asimilación del azufre proceden de las reacciones lumínicas de la fotosíntesis en los tilacoides. Las reacciones de reducción del sulfato son las siguientes:



3.10.3. Síntesis de metionina y glutatión

La metionina es el otro aminoácido sulfurado que producen las plantas. Su síntesis ocurre a partir de la cisteína a través de la ruta de transulfuración a nivel del cloroplasto y finalmente en el citoplasma. La cisteína y la metionina constituyen aminoácidos esenciales y su síntesis es privativa de las plantas, por lo que el hombre y los animales los incorporan a su metabolismo a través del consumo de las plantas y sus productos. El glutatión (tripéptido glutamil-cisteinil-glicina) es otro importante producto orgánico sulfurado del proceso de asimilación del azufre en las plantas. La presencia de la glutatión sintasa en los cloroplastos y en el citosol sugiere que la síntesis puede ocurrir en ambos sitios, pero está demostrado que la mayor cantidad se forma en los cloroplastos, de donde es exportado hacia los órganos en crecimiento donde se degrada para aportar azufre a partir de la cisteína. Las principales funciones que cumple el glutatión en las plantas se resumen en:

º Protege la reducción de los grupos disulfuros (-SH) de proteínas al actuar como producto de almacenamiento y vía de transporte del azufre en el interior de la planta
º Realiza la detoxificación del peróxido de hidrógeno en los cloroplastos
º El glutatión reducido tiene la capacidad de combinar o formar conjugados con los plaguicidas, definiendo la tolerancia de las especies a determinados herbicidas
º Conforma moléculas (fitoquelatinas) que tienen la capacidad de formar complejos con los metales pesados (Cd, Bi, As, Cu, Pb, Zn, y Ag) evitando la acumulación y efectos tóxicos de estos, detoxificando a la planta de los metales pesados.

3.10.4. Regulación de la asimilación del azufre

El proceso de absorción y el de reducción y asimilación del azufre por las plantas está regulado por diferentes factores. La absorción de SO^{2-} por la raíz disminuye cuando aumenta su concentración interna y también al aumentar los niveles de azufre reducido en el interior (especialmente cisteína y glutatión). La actividad de las enzimas ATP sulfurilasa y APS sulfotransferasa se deprimen por una alta concentración externa de SO_4^{2-} o por la presencia de formas reducidas de azufre, tales como H_2S o cisteína. La disponibilidad de SO_4^{2-} en el medio afecta también la síntesis de glutatión, que desciende cuando aquella disminuye. Asimismo, la exposición de la planta a SO_2 o a H_2S o la acumulación de H_2O_2 en su interior son condiciones que estimulan la síntesis de glutatión.

3.10.5. Funciones del azufre

Aunque al analizar la absorción y la reducción asimilativa del azufre necesariamente se han mencionado sus funciones metabólicas y fisiológicas en las plantas, es oportuno resumirlas.

El azufre es un componente estructural de los aminoácidos cisteína, cistina y metionina y por tanto de las proteínas así como de otros componentes como coenzimas y productos secundarios del metabolismo. También tienen gran importancia para el metabolismo vegetal las vitaminas que contienen azufre (ácido lipoico, tiamina, biotina). Las fitoquelatinas -péptidos de bajo peso molecular (de 5 a 23 aminoácidos) y con elevada cantidad de cisteína- forman complejos con cationes metabólicos pesados de Cu, Zn y Cd, y se consideran relacionadas con la tolerancia de las plantas a la toxicidad que provoca su exceso. Según Guardiola y García (1990) la síntesis de fitoquelatinas se induce por los excesos de algunos elementos minerales.

Otra importante función del azufre en la planta está relacionada con la actividad enzimática. La formación de puentes de disulfuro (-S-S-) entre dos residuos de cisteína vecinos determina la estructura terciaria de las moléculas de proteínas y afecta de este modo la actividad enzimática. En el coenzima A (CoA) y en el glutatión (GSH), el grupo -SH actúa como grupo funcional de la reacción enzimática. Es evidente que los puentes de disulfuro juegan roles estructurales y regulatorios de las proteínas y de las enzimas. Debe destacarse que el azufre participa en

el transporte electrónico membranal a través de agrupaciones con el hierro. Por otra parte el azufre forma parte de los sitios catalíticos de varias enzimas y coenzimas como la ureasa y el coenzima A.

La deficiencia de azufre en las plantas no es frecuente debido a que hay suficientes sulfatos en la mayoría de los suelos. Cuando se presentan carencias las plantas muestran síntomas similares a los de las deficiencias de nitrógeno por el papel que juegan ambos en las proteínas vegetales. El efecto de las deficiencias de azufre sobre la composición orgánica de las hojas se aprecia en la tabla 3.12.

El efecto positivo del suministro de azufre sobre el crecimiento (peso seco foliar por planta) así como el estado nutricional en este elemento se aprecia en las Tablas 3.12 y 3.13. En las plantas deficientes de azufre se reduce el contenido de clorofilas y de proteínas en las hojas y aumenta la concentración de almidón, como se observa en la Tabla 3.12 para las plantas de tomate.

Tabla 3.12. Efecto de la deficiencia de azufre sobre la composición de la hoja de tomate

Tratamiento	Contenido en hojas [mg (100 g)$^{-1}$] peso seco			Contenido de azufre en proteínas (µ gm^{-1} proteína)	
	Clorofila	Proteína	Almidón	Citoplasma	Cloroplasto
Control (+SO_4^{-2})	5,8	48,0	2,8	13,5	6,5
Deficiente de S	0,9	3,5	27,0	3,8	5,2

Fuente: Willenbrink (1967)

Los requerimientos de azufre para el óptimo crecimiento de las plantas varían entre el 0,1 y el 0,5 % de su masa seca, aunque Epstein (1994) señala que 0,1% de la masa seca constituye un nivel tisular adecuado para este macronutriente; no obstante, los requerimientos varían de una a otra especie de plantas.

Al suministrar mg$SO_4^{2-}L^{-1}$ en el rango de 0,1 hasta 200 en plantas de algodón en solución nutritiva se observa que con el incremento del sulfato aumentan el peso seco de la planta, el contenido de sulfato, el azufre orgánico y la proteína nitrogenada, mientras que el nitrato y el nitrógeno orgánico se incrementan en los bajos niveles del sulfato en la solución (Tabla 3.13).

Tabla 3.13. Efecto de la concentración de sulfato en la solución nutritiva sobre el peso seco de la planta y el contenido de azufre y nitrógeno en hojas de algodón

Suministro (mg$SO_4^{-2}L^{-1}$)	Peso seco foliar (g/planta)	Azufre o nitrógeno (% de peso seco)				
		Sulfato	S orgánico	Nitrato	N orgánico soluble	Proteína nitrogenada
0,1	1,1	0,003	0,11	1,39	2,23	0,96
1,0	2,4	0,003	0,12	1,37	2,21	1,28
10,0	3,4	0,009	0,17	0,06	1,19	2,56
50,0	4,7	0,10	0,26	0,00	0,51	3,25
200,0	4,7	0,36	0,25	0,10	0,45	3,20

Fuente: Ergle y Eaton (1951)

3.11. El fósforo

Las plantas absorben el fósforo preferentemente en la forma $H_2PO_4^-$, y la absorción de este elemento mineral esencial a la vida vegetal depende marcadamente del pH. El ion fosfato se encuentra en el suelo en las formas iónicas $H_2PO_4^-$ y HPO_4^{2-} y la proporción entre ambas depende del valor del pH. A pH básico predomina la forma HPO_4^{2-} y a pH ácido la forma $H_2PO_4^-$. No sólo los compuestos inorgánicos del fósforo, sino algunos orgánicos como los ésteres fosfóricos de distintos azúcares y de los productos de su degradación (ácidos y alcoholes) son compuestos orgánicos fosforados bien absorbidos por las plantas (Rubin, 1984).

Las plantas presentan una elevada capacidad para acumular fosfato. En cantidades considerables se acumula en el jugo celular y en el fluido xilemático, donde el fosfato se encuentra en una concentración 400 veces superior a la de la solución del suelo. Los compuestos fosfóricos están presentes en el organismo vegetal tanto en forma de sustancias inorgánicas como orgánicas. Una parte importante del fosfato en la planta se encuentra en forma iónica libre. Según Guardiola y García (1990) alrededor del 75 % del fosfato se encuentra en las vacuolas, de donde es movilizado en condiciones de suministro limitado, y el 25 % restante está en el citoplasma y los orgánulos celulares, en equilibrio de acuerdo con los ciclos metabólicos. En cuanto a la distribución del fósforo en la planta, Rubin (1984) refiere que las semillas contienen fundamentalmente formas orgánicas de fósforo y constituyen casi el 90 % de todos los compuestos fosfóricos; mientras, en los órganos vegetativos, no menos del 50 % de todo el fósforo está en forma inorgánica, en especial como fosfatos de calcio. Por su parte, Rubin (1984) señala que el fósforo, aunque está distribuido irregularmente en la planta, se presenta en mayor concentración en los órganos reproductivos, destacando que el porcentaje de fósforo contenido en las semillas supera entre 5 y 10 veces al de los órganos vegetativos. El mismo autor señala que son especialmente ricos en fósforo como nucleoprótidos los núcleos celulares, los gérmenes de semillas y que un alto contenido en nucleoprótidos es un rasgo distintivo de los tejidos meristemáticos. De Armas et al. (1988) consideran la presencia de altas concentraciones de ácidos nucleicos y fosfolípidos en el tejido meristemático como un índice de alta actividad fisiológica en este tejido. En la Tabla 3.14 se aprecian las formas de fosfatos y sus cantidades en diferentes órganos de plantas de caña de azúcar, siendo predominantes las mayores cantidades de las distintas formas en el tejido meristemático apical.

Los requerimientos de fósforo para el óptimo crecimiento están en el rango de 0,3 a 0,5 % de la materia seca de la planta para el periodo de crecimiento vegetativo. Según Epstein (1994)

un contenido de 0,2 % de la masa seca constituye un nivel tisular adecuado de fósforo en las plantas.

Tabla 3.14. Formas de fósforo y concentración (mg.100g^{-1} masa fresca) en diferentes tejidos de caña de azúcar

Órgano	Fosfo-lípidos	Ácidos nucleicos	Fitina	Esteres hexafosfatos.	Fósforo inorgánico	Fósforo Macro-energía
Meristemo apical	11,30	42,11	7,97	6,79	21,73	2,13
Hojas en desarrollo	4,64	12,26	10,13	2,80	35,17	1,75
Raíces	1,05	2,83	1,29	0,30	5,93	1,83
Fuente: De Armas et al. (1988)						

3.11.1. El fósforo como elemento estructural

La función del fósforo como un constituyente de macromoléculas estructurales se pone de manifiesto en los ácidos nucleicos, los glucofosfatos y los fosfolípidos. Esta función es muy relevante en el ADN -al ser la molécula que contiene la información genética- y en el ARN, que es la molécula responsable de la trasmisión de la información genética a los descendientes. En el ADN y el ARN, el fosfato forma un puente entre los nucleósidos para formar ambas macromoléculas. La proporción de fósforo en los ácidos nucleicos -en relación con el total de fósforo unido orgánicamente- difiere entre los tejidos y células, siendo elevado en los meristemos y bajo en los tejidos de almacenamiento (Marschner, 1995).

Al igual que el azufre, el fósforo forma parte de la estructura molecular de los lípidos (fosfolípidos, sulfolípidos) de las membranas celulares, estructuras responsables de regular el intercambio inter e intracelular de sustancias inorgánicas y orgánicas. También los glucofosfatos resultan de importancia en el metabolismo fotosintético y respiratorio, así como en otros procesos metabólicos en las células de las plantas.

3.11.2. Rol del fósforo en la transferencia de energía

Los ésteres de fósforo (C-P) así como los fosfatos ricos en energía (P~P) no obstante encontrarse en bajas concentraciones en las células, constituyen la maquinaria metabólica a nivel celular, al almacenar y transferir la energía química asimilable a las reacciones y procesos que la requieran para su ejecución.

El trifosfato de adenosina (ATP) es una combinación de pirofosfato rico en energía, sintetizado a partir de la energía liberada en la respiración y la fotosíntesis. Cada mol de ATP contiene aproximadamente 30 KJ de energía, la que por hidrólisis puede ser liberada y utilizada en procesos de síntesis de sustancias orgánicas, absorción y transporte de solutos y en la activación de compuestos para determinadas reacciones. Los pirofosfatos ricos en energía (P~P) combinados en el ATP pueden también ser transmitidos a otras coenzimas, las cuales difieren del ATP sólo en la base nitrogenada. Entre ellos se citan al uridin trifosfato (UTP) y el guanosin trifosfato (GTP) los cuales se requieren para la síntesis de sacarosa y celulosa respectivamente.

La liberación de pirofosfato inorgánico (PPi o P~P) ocurre en la mayoría de las sendas metabólicas. Este compuesto, al igual que el ATP, se presenta en una concentración de un rango de 100-200 nmolg^{-1}masa fresca.

En su funcionamiento, varias enzimas utilizan el ácido fítico, que se forma a partir del alcohol cíclico mioinositol a través de la esterificación de sus grupos hidroxilos con grupos fosfatos. La fitina constituye una sal escasamente soluble de calcio-magnesio del ácido fítico, el cual también tiene elevada afinidad por el zinc y el hierro. Los fitatos de fósforo contienen más del 50 % del fósforo total en los granos de las legumbres, del 60 al 70 % en los granos de cereales y alrededor del 80 % en el trigo. También en las semillas y granos los fitatos son el principal sitio de almacenamiento del K^+, el Mg^{2+} y en ocasiones del Zn y el Ca^{2+}.

En el polen se ha encontrado que la forma principal de fósforo presente es el fitato de K-Mg-Ca. También los fitatos han sido identificados en raíces y tubérculos de diferentes plantas de cultivo como la zanahoria, la alcachofa y la alfalfa, las que pueden contener hasta 15-23 % del total de Pi en forma de ácido fítico (Campbell et al., 1991). Un ejemplo muy claro es la pirofosfatasa, bomba de protones inorgánicos de la membrana tonoplasto.

3.11.3. Las fracciones de fósforo y el rol del fitato

Las plantas superiores también almacenan fósforo en las formas denominadas polifosfato y fitato. Los polifosfatos sintetizados por las plantas son polímeros de fósforo inorgánico (con 500 o más moléculas de Pi) con uniones de pirofosfatos energéticamente equivalentes al ATP. Por esta razón los polifosfatos pueden ser considerados como almacén de compuestos energéticos, así como elementos controladores del nivel de Pi en el metabolismo celular. El fitato es el almacén típico de fósforo en los granos y semillas. Los fitatos son las sales del ácido fítico, el mioinositol y el 1,2,3,4,5,6-hexaquisfosfato.

La Tabla 3.15 muestra los cambios que sufren las fracciones fosforadas durante la germinación de las semillas de arroz; puede comprobarse la función de almacenaje (pool) que tiene el fitato en las semillas, lo que permite que durante la germinación sea liberado el Pi para sintetizar lípidos, ésteres y ácidos nucleicos y que se disponga además de Pi libre. Finalmente, la elevada afinidad del ácido fítico por el Zn, el Fe y otros metales pesados hace probable su importancia para combinar metales pesados y de aquí su rol detoxificante en las raíces.

Tabla 3.15. Cambios en las fracciones fosfóricas durante la germinación de las semillas de arroz

Duración de la germinación (horas)	Fracciones fosfóricas en mgPg^{-1} masa seca				
	Fitato	Lípido	P inorgánico	Ésteres	RNA+DNA
0	2,67	0,43	0,24	0,078	0,058
24	1,48	1,19	0,64	0,102	0,048
48	1,06	1,54	0,89	0,110	0,077
72	0,80	1,71	0,86	0,124	0,116

Fuente: Mukherji et al., 1971 (citado por Marschner, 1995)

En la Tabla 3.16 se aprecia que el incremento del suministro de fósforo en el medio en que crecen plantas de soya eleva en las hojas su masa seca, así como todas las fracciones fosfóricas (lípidos, ácidos nucleicos, ésteres y fósforo inorgánico).

Tabla 3.16. Efectos del suministro de fósforo sobre varios indicadores del crecimiento, el contenido fosfórico y de carbohidratos en las plantas de soya

Suministro de fósforo (mgL^{-1})	Masa seca de la hoja (g)	Fracción fosfórica (mg P 100g^{-1} peso seco foliar)			
		Lípidos	Ácidos nucleicos	Ésteres	P inorgánico
2	0,82	32	74	36	33
6	1,08	83	134	91	83
8	1,10	89	133	104	123
20	1,06	91	142	109	338

Fuente: Freeden et al. (1989)

En las plantas que crecen en condiciones de insuficiente cantidad de fosfato se reduce la expansión foliar, el número de hojas y el área foliar; disminuye acentuadamente la proporción de la masa seca entre la parte aérea y la raigal y el contenido de clorofilas, y las hojas se tornan color verde oscuro. La carencia o deficiencia de fósforo genera una marcada reducción del contenido fosfórico en los diferentes órganos de la planta, e incrementos de carbohidratos (almidón, sacarosa) que se producen en los diferentes órganos, tal como se aprecia en plantas de soya en los datos de la Tabla 3.17. En general la deficiencia de fósforo retarda el crecimiento de la parte aérea y de los órganos reproductivos, retrasa la iniciación floral y restringe en particular la formación de semillas, todo lo cual influye negativamente en los rendimientos de las plantas cultivadas.

Tabla 3.17. Efectos de la deficiencia de fósforo sobre varios indicadores del crecimiento, el contenido fosfórico y de carbohidratos en las plantas de soya

Variables	Fósforo	
	Alto	Bajo
Área foliar (dm^2)	12,1	1,8
Número de trifoliolos primarios	7	4
Proporción vástago / raíz (masa seca)	~ 4,2	~ 1,0
Clorofila (mg dm^{-2})	3,02	2,80
Contenido Pi (mg g^{-1} masa seca)	4,43	0,28
Contenido P. orgánico (mg g^{-1} masa seca)	2,44	0,59
Contenido total de Pi y P orgánico (mg^{-1} m.s.)		
- tallo y peciolos	5,84	1,14
- raíces	10,54	1,29
- Proporción P total/P total en vástagos	0,54	1,57
Contenido carbohidratos hojas (gm^{-2})		
Almidón	0,4	12,8
Sacarosa	0,7	0,2
Carbohidratos en la raíz (mg g^{-1} masa fresca)		
Almidón	23	160
Sacarosa	16	177

Fuente: Freeden *et al.* (1989)

3.12. El potasio

El potasio es un catión univalente con un radio iónico de 0,331 µ y una energía de hidratación de 314 Jmol^{-1} (Marschner, 1995). Se absorbe en forma de ion K^+; su absorción es altamente selectiva y cerradamente acoplada a la actividad metabólica de la planta. El potasio se caracteriza por su elevada movilidad dentro de la célula, de una célula a otra, dentro de los tejidos y en el transporte a larga distancia a través del xilema y floema. A excepción del nitrógeno, es el elemento esencial más abundante en los tejidos vegetales y a diferencia del N, el S y el P no se metaboliza y solo forma débiles complejos de los cuales es fácilmente intercambiable. El K^+ cumple funciones en la extensión celular y en los procesos dependientes de la turgencia celular. La actividad de muchas enzimas depende o es estimulada por el K^+; este elemento es requerido para la síntesis proteica y afecta también la fotosíntesis a varios niveles. El potasio juega además roles importantes en el fenómeno de la osmorregulación, el

funcionamiento de los estomas, los movimientos de las plantas, el transporte de solutos por el floema y el balance catiónico-aniónico de las plantas.

3.12.1. Compartimentación y concentraciones celulares

Las concentraciones de K^+ en el citoplasma y en los cloroplastos se mantienen en un rango de 100-200 mM. A escala vacuolar su concentración puede variar entre 10 y 200 mM y puede alcanzar la cifra de 500 mM en las células guardas. En el apoplasto celular, con excepción de las células y tejidos especializados (estomas y pulvinos) la concentración de K^+ es usualmente baja. En sus funciones osmóticas, el K^+ vacuolar puede ser reemplazable por diferentes cationes (Na^+, Mg^{2+} y Ca^{2+}) o por solutos orgánicos (azúcar).

Para el gran movimiento de potasio entre los diferentes compartimentos de la célula y entre las células de los tejidos, así como para el rápido movimiento a través del tilacoide hacia el estroma del cloroplasto, se requieren canales en las membranas que permitan flujos iónicos al menos tres veces superiores a los que ocurren por la vía de las bombas o a través de transportadores.

3.12.2. Activación enzimática y síntesis proteica

Una gran cantidad de enzimas (más de 50) son completamente dependientes o estimuladas por K^+. Al igual que otros cationes monovalentes (Rb^+, Cs^+, NH_4^+, Na^+, Li^+) el K^+ activa enzimas induciendo cambios conformacionales en la proteína enzimática; ello incrementa la tasa de las reacciones catalíticas (Vmax) y en algunos casos incrementa también la afinidad enzimática por el sustrato (Km). Esta función del K^+ ha sido relacionada con el hecho de que las macromoléculas están altamente hidratadas y son estabilizadas por las moléculas de H_2O firmemente combinadas, formando una doble capa eléctrica; pero se requiere de una concentración salina de 100-150 mM para la supresión máxima de la doble capa eléctrica y obtener la optimización de la hidratación proteínica. Precisamente la concentración de 100-150 mM coincide con la del K^+ en el citosol. Entre las enzimas activadas por el K^+ se encuentran fundamentalmente sintasas, óxido-reductasas, deshidrogenasas, transferasas y quinasas. En las plantas deficientes en K^+ se altera el metabolismo de carbohidratos por los elevados requerimientos que tienen las enzimas de este catión, particularmente la piruvatoquinasa y la fosfofructoquinasa; por otra parte, la almidón sintasa es también altamente dependiente de cationes univalentes, siendo el K^+ el más efectivo. También el K^+ activa la ATPasa combinada en las membranas.

El potasio se requiere para la síntesis proteica en concentración superior (más de 50 mM) a los niveles exigidos en su función de activador enzimático. La proteína Ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa (Ri-1,5BiP-C) es la más abundante en el reino vegetal y particularmente en las especies C_3; su síntesis se afecta por la carencia de K^+ y responde rápidamente a la aplicación exógena de este macro-elemento esencial, tal como se observa en la Tabla 3.18 en plantas de alfalfa deficientes en potasio.

También esta enzima, que cataliza la fijación de CO_2 en la fotosíntesis, se activa por los incrementos del K+ en el tejido foliar como se aprecia en la Tabla 3-19, con el consiguiente incremento en la fotosíntesis y reducción en la resistencia estomática.

Tabla 3.18. Efectos del potasio en la incorporación del ^{14}C en la leucina de la RuBP carboxilasa en las hojas de plantas de alfalfa deficientes en K (incubación durante 20 h con luz)

Preincubación en medio (mM KNO_3)	^{14}C.leucina incorporado a la proteína RuBP (dpm mg^{-1}RuBP. 24 h^{-1})
0,0	99
0,01	167
0,10	220
1,00	274
10,00	526
Planta control (suficiente K)	656

Fuente: Peoples y Koch (1979) citados por Marschner (1995)

Tabla 3.19. Relación entre el contenido de K^+ en las hojas; el intercambio de CO_2 y la actividad RuBP carboxilasa en alfalfa

Potasio en la hoja mg g^{-1} ms	Resistencia estomatal S CM^{-1}	Fotosíntesis Mg $CO_2 dm^{-2} h^{-1}$	Actividad enzima RuBP-Carboxilasa µmol $CO_2 mg^{-1} h^{-1}$	Foto-respiración dpm dm^{-2}	Respiración en lo oscuro mg CO_2 $dm^{-2} h^{-1}$
12,8	9,3	11,9	1,8	4,0	7,6
19,8	6,8	21,7	4,5	5,9	5,3
38,4	5,9	34,0	6,1	9,0	3,1

Fuente: Peoples y Kopch (1979) citados por Marschner (1995)

3.12.3. Fotosíntesis, respiración y transporte por el floema

En las plantas superiores el potasio afecta a la fotosíntesis a varios niveles: activa la síntesis de la proteína Ri-1,5BiP-C y también su actividad enzimática; es el contra-ion dominante al flujo H^+ inducido por la luz a través de la membrana tilacoidal, y también es el ion responsable del establecimiento del gradiente de pH transmembranal para la síntesis de ATP (fotofosforilación).

La concentración de K^+ parece disminuir la resistencia estomática al CO_2, como se observa en la Tabla 3.19. Bajo estrés hídrico, los cloroplastos pierden grandes cantidades de K^+ y la fotosíntesis decrece, por lo que si las plantas están bien abastecidas de K^+ o se aplica, los efectos de la sequía en la fotosíntesis disminuyen.

También en la Tabla 3.19 se observa que la fotorrespiración se incrementa ligeramente con el aumento del K^+ en las hojas, lo que probablemente se debe a la fuerte depresión del CO_2 en el sitio catalítico de la enzima Ri-1,5BiP-C; esta condición beneficia la afinidad por el O_2 para esta misma enzima. Por otra parte, tasas altas de respiración se observan en plantas deficientes de K^+ y lo contrario sucede con el incremento del contenido de K^+ en las hojas. El potasio juega un importante rol en el transporte por el floema. Es responsable de mantener el pH alto en los tubos cribosos para la carga de sacarosa y el potencial de soluto en los tubos conductores, y el transporte de fotoasimilatos desde la fuente hasta los sumideros. En la Tabla 3.20 este efecto del K^+ queda demostrado para la caña de azúcar, en la que a los 90 minutos la mayor parte de los productos fotosintéticos marcados con ^{14}C son transportados a otras hojas y sólo un 20 % al tallo, lo cual no sucede así en las plantas deficientes en K^+ ni a los 90 minutos ni a las 4 horas.

Tabla 3.20. Efectos del estado nutricional potásico de las plantas de caña de azúcar sobre la translocación de productos fotosintéticos marcados con ^{14}C

Parte de la planta	Distribución del ^{14}C en %			
	90 minutos		4 horas	
	+ K	- K	+ K	- K
Lámina foliar alimentada ^{14}C	54,3	95,4	46,7	73,9
Vaina de la hoja alimentada	14,2	3,9	6,8	8,0
Hojas al lado y por debajo de la hoja alimentada con ^{14}C	11,6	0,7	17,0	13,6
En el tallo debajo de la hoja alimentada	20,1	< 0,1	29,5	4,6

Fuente: Hartt (1969)

3.12.4. Osmorregulación

Anteriormente se explicó el rol del K^+ en el movimiento de los fotoasimilatos por la contribución que hace el K^+ al potencial osmótico de los tubos cribosos. Los fenómenos de osmorregulación se deben a mecanismos de regulación de la presión de turgencia en diferentes procesos como la absorción de agua, la extensión celular, el intercambio iónico, el movimiento estomático y de las hojas y plantas, en los cuales el K^+ es el soluto inorgánico más prominente y juega un rol especial en estos.

3.12.5. Extensión celular (EC)

En la elongación celular ocurre la formación de una gran vacuola que ocupa entre el 80 y el 90 % del volumen celular; este fenómeno exige para su ocurrencia un incremento en la extensibilidad de la pared y la acumulación de solutos para crear el potencial osmótico interno. En la mayoría de los casos la elongación celular está asociada a la acumulación en la célula de K^+, que se requiere para reducir el potencial de soluto y para estabilizar el pH en el citoplasma. Aunque el K^+ juega el rol prominente, a él se asocian aniones inorgánicos (como el C^{l-}), aniones de ácidos orgánicos y azúcares, acumulándose así solutos para generar el potencial osmótico necesario.

En el alargamiento celular participan fitohormonas: el ácido indol-acético (AIA), el ácido giberélico (AG) y las citoquininas, lo cual se ha demostrado con las aplicaciones exógenas de estas; se ha comprobado que el efecto resulta más pronunciado con el suministro de K^+; demostrándose un sinergismo importante para el AG y el K^+ en la elongación del tallo de plantas de girasol, como muestra la Tabla 3.21.

Tabla 3.21. Efectos del K^+ y el ácido giberélico (AG) sobre la altura de la planta y la concentración de azúcares y K^+ en los vástagos de girasol

Tratamiento		Altura de la planta (cm)	Concentración (μ mol g^{-1} peso fresco)		
KCL (mM)	AG (mgl^{-1})		Azúcares Reducidos	Sacarosa	Potasio
0,5	0	7,0	19,1	5,0	10,2
0,5	100	18,5	38,5	5,4	13,2
5,0	0	11,5	4,6	4,1	86,2
5,0	100	26,0	8,4	2,5	77,8

Fuente: (Guardia y Benlloch, 1980)

3.12.6. Movimiento estomático

Hoy en día está bien demostrado que en la mayoría de las especies de plantas el K^+, asociado a un anión, tiene la mayor responsabilidad para el cambio de turgencia (incremento del potencial de soluto) en las células guardas para la apertura del estoma. Un aumento en la concentración del K^+ en las células guardas genera un incremento en el potencial osmótico; como resultado, la absorción de H_2O desde las células vecinas incrementa su turgor y ocurre la apertura del estoma, cambios que pueden apreciarse en la Tabla 3.22 para plantas de frijol haba. En cifras, se aprecia el incremento de la concentración de K^+ en el estoma de 20.10^{-14} mol (estando cerrado) a 420.10^{-14} para abrirse, mientras el potencial osmótico cambia de 1,9 a 3.5 MPa.

Tabla 3.22. Función del K^+ y el Cl^- en el funcionamiento del estoma y las características en las células guardas de las hojas de frijol haba

Estado del Estoma	Apertura del estoma (µm)	Cantidad por estoma (10^{-14} mol)		Volumen célula guarda (10^{-12}L/estoma)	Presión osmótica de la célula guarda (MPa)
		K^+	Cl^-		
Estoma abierto	12	424	22	4,8	3,5
Estoma cerrado	2	20	0	2,6	1,9

Fuente: Humble y Rascke (1971)

La luz induce el transporte de K^+ a la célula guarda mediante el accionar de una bomba protónica combinada en la membrana plasmalema similar a la que existe a nivel de raíz para la absorción de K^+ desde la solución del suelo. La acumulación del K^+ en las vacuolas es balanceada por un contra-anión, el Cl^- o el malato^{2-} en dependencia de la especie vegetal y el abastecimiento en las células anexas a las células guardas.

En condiciones de poca disponibilidad de cloro o en las especies de plantas que no usan este elemento como anión acompañante del K^+ en las células guardas, el influjo H^+/K^+ estimula la actividad de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEP) para producir malato a partir del fosfoenolpiruvato que se deriva de la hidrólisis del almidón, proceso en el cual se consume ATP sintetizado en las mitocondrias de las células guardas.

3.12.7. Movimientos násticos

La luz en unos casos, y en otros los estímulos mecánicos, inducen movimientos en las hojas y otras partes de las plantas. Muchas especies cultivadas -en particular las leguminosas- orientan las láminas foliares fotonásticamente en respuestas a las señales de la luz. Las respuestas fotonásticas permiten incrementar la intercepción de luz o evitar daños por exceso de radiación. Los movimientos de hojas y hojillas son causados por cambios de turgor en tejidos especializados u órganos motores (pulvino), generados por cambios en el potencial de soluto debido a flujos de K^+, Cl^- y malato^{2-} hacia el órgano motor.

3.12.8. Balance catión-anión

En las plantas superiores en los niveles de citoplasma, cloroplasto y vacuola, y en los tejidos floemático y xilemático, el K^+ es el elemento iónico mineral responsable de compensar las cargas eléctricas. Al K^+ le corresponde el rol de catión dominante para contrabalancear los aniones inmóviles en los niveles de citoplasma y cloroplasto y con frecuencia también para los aniones móviles en los sistemas conductores de las plantas.

3.12.9. Suministro de potasio, crecimiento y rendimiento de las plantas

Después del nitrógeno, el potasio es el elemento mineral esencial requerido en mayor cantidad por las plantas superiores en correspondencia con las importantes funciones de la actividad bioquímica y fisiológica en que participa. Para Epstein (1994) un contenido de K^+ de 1,0 % de la materia seca del tejido vegetal es un nivel adecuado para el buen funcionamiento de las plantas. Sin embargo Marschner (1995) estima que el requerimiento esencial para el óptimo crecimiento de la planta oscila en el rango de 2-5 % de la masa seca de las partes vegetativas, los frutos gruesos y los tubérculos.

Cuando en el medio en que crecen las plantas hay deficiencias de K^+, los síntomas principales que se presentan son el retardo en el crecimiento, la clorosis y la necrosis en las hojas maduras e incluso en los tallos jóvenes, al producirse translocación del K^+ de estos órganos hacia las zonas en crecimiento. Estos síntomas están en correspondencia con la movilidad del K^+ en la planta y los roles que cumple en la síntesis proteica, el metabolismo de carbohidratos, la fotosíntesis, la respiración y el régimen hídrico. También las plantas insuficientes en K^+ presentan una mayor sensibilidad al estrés por sequía, por enfermedades y a las bajas temperaturas.

Por todo lo anterior, los rendimientos de las plantas disminuyen cuando crecen con insuficiencia de K^+ y ellas resultan menos protegidas de las condiciones adversas. En la Tabla 3.23 puede apreciarse que al incrementar el nivel de fertilización en kg.ha^{-1} en el cultivo de papa, se incrementan los rendimientos, se elevan los contenidos de K^+ en mg.g^{-1} de peso seco en las hojas y se reduce el porcentaje de follaje dañado por las heladas.

Tabla 3.23. Relación entre la fertilización potásica, los rendimientos en tubérculos, el contenido foliar de K^+ y porcentaje de hojas dañadas por heladas

Fertilización con K^+ (Kg .ha$^{-1)}$	Rendimiento de tubérculos (T.ha^{+1})	Contenido de K^+ en las hojas (mg g^{-1} peso seco)	Porcentaje de follaje dañado por helada
0	2,39	24,4	30
42	2,72	27,6	16
84	2,87	30,0	7

Fuente: Grewal y Singh (1980)

3.13. El magnesio

El magnesio es un pequeño catión divalente (Mg^{2+}) de un radio iónico de hidratación de 0,428 µ y una muy alta energía de hidratación de 1908 $Jmol^{-1}$. Es absorbido por la planta en su forma iónica y su absorción puede ser fuertemente deprimida por el pH y por los cationes de K^{+}; NH^{4+}, Ca^{2+} y Mn^{2+}, por lo que la deficiencia nutricional de magnesio a causa de la competencia catiónica es un fenómeno bastante profuso.

El contenido de Mg requerido por las plantas para su óptimo crecimiento oscila en el rango de 0,15-0,35 % de la masa seca de los órganos vegetativos (Marschner, 1995). Epstein (1972, 1994) señala que un contenido de 0,2 % de la masa seca es un adecuado nivel tisular para este elemento esencial en las plantas; en cambio, Guardiola y García (1991) señalan como adecuado un rango de 0,02-0,031 % de la masa seca, en dependencia de la especie de planta, el tejido vegetal y el estado nutricional.

Los cloroplastos de las plantas son ricos en Mg, pues su mayor y mejor conocida función es su rol como átomo central de la molécula de clorofila. La cantidad total de Mg combinado con clorofila depende mucho del abastecimiento de este elemento. En las Tablas 3.24, 3.25 y 3.26 puede apreciarse el fuerte efecto de la deficiencia de Mg^{2+} sobre el contenido de clorofilas en las hojas de frijol y colza. También los pigmentos acompañantes, los carotenoides, se reducen en las plantas deficientes en Mg (Tabla 3.24) y se incrementan significativamente las enzimas antioxidantes de las especies reactivas como lo son O_3 y H_2O_2 (Tabla 3.26) así como los carbohidratos.

Tabla 3.24. La deficiencia de Mg induce cambios en los pigmentos y la materia seca de las hojas en plantas de colza

Tratamiento	Clorofila (a y b) (mg g^{-1} peso fresco)	Carotenoides (mg g^{-1} peso fresco)	Masa seca de las hojas (%)
Control	2,33	0,21	13,6
Deficiente en Mg	1,33	0,11	17,7

Fuente: Baszyński *et al.* (1980)

Tabla 3.25. Efecto de la deficiencia de Mg y P sobre el contenido de materia seca y carbohidratos en hojas, tallos y raíz de frijol

Tratamiento	Masa seca (g/planta)			Clorofila (mg. g^{-1} de masa seca)	Carbohidratos (mg. g^{-1} de masa seca)			
					Hojas		Raíz	
	Vástago	Raíz	V/R		Almidón	Azúcares	Almidón	Azúcares
Control	2,5	0,50	5,0	11	10	27	4	51
Deficiente en Mg	1,5	0,15	10,0	4	77	166	4	11

Fuente: Cakmak (no publicado) citado por Marschner (1995)

Tabla 3.26. Efecto de la deficiencia de Mg sobre el contenido de clorofila, antioxidantes y la actividad de las enzimas antioxidantes de radical de O_3 y H_2O_2 en las hojas primarias del frijol

Aplicación de Mg (µM)	Clorofila (mg.g^{-1} de masa seca)	Ascorbato (µmol.g^{-1} de peso fresco)	Tiol (SH) soluble (nmol.g^{-1} de masa fresca)	Actividad enzimática (valores relativos)		
				SOD[a]	AsPo[b]	GR[c]
1000	11,3	0.9	0,6	100	100	100
20	5,3	6,2	2,3	229	752	310

a: superóxido dismutasa; b: ascorbato peroxidasa y c: glutatión reductasa.

Fuente: Cakmak y Marschner (1992)

En general, en las plantas un 6-25 % del total de magnesio se encuentra formando parte de la clorofila, un 5-10 % del Mg^{2+} foliar se encuentra firmemente combinado a pectatos y el resto (60-90 %) es soluble y extraíble con agua. A nivel celular, con el Mg^{2+} vacuolar sucede como con el potasio: es la fuente principal para la regulación metabólica y es importante para el balance catión-anión y la regulación de la turgencia celular. La concentración de Mg^{2+} en el citoplasma y los cloroplastos está en el rango de 2-10 mM. Una concentración superior a 50 mM inhibe fuertemente la fotosíntesis en cloroplastos aislados y en condiciones naturales.

3.13.1. Síntesis de clorofila y proteínas

La enzima magnesio-quelatasa es la que cataliza la incorporación del Mg a la porfirina para formar la clorofila. La activación de esta enzima también requiere de ATP dependiente de Mg. El magnesio no sólo se combina y forma parte de la clorofila, sino que es exigido por la actividad enzimática en el proceso de síntesis de esa molécula. En la Tabla 3.27 se demuestra esto, al incrementarse la concentración desde 0 hasta 5.0 mMol para la incorporación de la ^{14}C-leucina en la fracción proteica de cloroplastos aislados.

Tabla 3.27. Requerimientos de Mg^{+2} para la incorporación de la ^{14}C-leucina en la fracción proteica de cloroplastos aislados

Concentración de Mg^{2+} (mM)	Incorporación ^{14}C (cpm.mg^{-1} de clorofila)	Valor relativo
0	412	11,5
0,5	688	19,5
5,0	3550	100,0

Fuente: Bamji y Jagendorf (1966)

El Mg^{2+} juega un importante rol en la síntesis proteica, al actuar como elemento puente para la agregación de sub-unidades ribosómicas que se requieren para el proceso sintético. También la enzima RNA-polimerasa necesita el Mg^{2+} para la formación de RNA. En las hojas, al menos el 25 % del total de proteína se encuentra en los cloroplastos. Por el papel del Mg^{2+} en la síntesis proteica, cuando se producen insuficiencias del elemento se alteran la dimensión, la estructura y el funcionamiento del cloroplasto.

Otra reacción clave del Mg^{2+} es la modulación de la enzima Ri-1,5BiP-C, cuya actividad es altamente dependiente de la concentración de magnesio y del pH. El puente de Mg a la enzima incrementa su afinidad por el sustrato CO_2 y cambia su Vmax. La fructosa-1-6-bifosfatasa, cuya función es regular la distribución de los productos fotosintéticos entre la síntesis de almidón y la exportación, es otra enzima con un elevado requerimiento de Mg^{2+} dentro del cloroplasto. También la enzima glutamina sintasa, que regula la asimilación del NH_4^+ dentro del cloroplasto, tiene un alto requerimiento de Mg^{2+}. Todo lo anterior demuestra el rol protagónico del magnesio en la fotosíntesis y el metabolismo del nitrógeno.

El magnesio tiene una importante influencia en la distribución de los carbohidratos en la planta. En plantas deficientes en este elemento esencial se produce acumulación de carbohidratos no estructurales (azúcares y almidón) en las hojas, siendo ello responsable de que estos órganos acumulen más biomasa en detrimento de la que debe ser translocada a las raíces, razón por la cual existe una mayor proporción parte área / radical (observar la Tabla 3.25).

La acumulación de azúcares y almidón en las hojas deficientes en magnesio tiene su explicación en que al limitarse la actividad de la ATPasa de membrana se deprime la carga de los azúcares al floema, desordenando la distribución de los fotoasimilatos. También la acumulación de carbohidratos en las hojas expresa un mecanismo de retroalimentación sobre la enzima Ri-1,5BiP-C, a favor de su reacción como oxigenasa beneficiando la activación del O_2. En respuesta a esto, en las hojas se forman radicales superóxidos y peróxidos de hidrógeno, disparándose la formación de antioxidantes similares al ascorbato y de enzimas que catalizan la destrucción de moléculas dañinas como los radicales O_2 y H_2O_2 (Ver Tabla 3.26).

3.13.2. Activación de enzimas de fosforilación y fotosíntesis

Existe una larga lista de enzimas y reacciones enzimáticas que en las plantas requieren Mg^{2+} o son fuertemente estimuladas por este ion; entre ellas pueden citarse: RNA polimerasa; ATPasas; Pi-asas; Ri-1,5BiP carboxilasas y glutamina sintasa, entre otras. El sustrato para la ATPasa, así como para las Pi-asas inorgánicas es el Mg más que el ATP. Al nivel de membrana esta enzima es la responsable de crear el gradiente de potencial eléctrico y de pH indispensable para la absorción y el transporte de solutos, hecho que da relevancia a esta función del Mg^{2+}.

Tabla 3.28. Efecto de los cationes Mg^{2+} y Ca^{2+} en el medio de incubación sobre la fotofosforilación en cloroplastos aislados de chícharo

Catión en el medio de incubación	Tasa de fotofosforilación µmol ATP formado mg^{-1}clorofila.h^{-1}
Ninguno	12,3
5 mM Mg^{2+}	34,3
5 mM Ca^{2+}	4,3

Fuente: Lin y Nobel (1971)

También la síntesis de ATP (fosforilación: ADP + Pi); que tiene lugar en los cloroplastos y mitocondrias, tiene un absoluto requerimiento de Mg^{2+}, que actúa como un puente componente entre el ADP y la enzima. En la Tabla 3.28 se observa la fuerte influencia del suministro de magnesio, y la ausencia de influencia del Ca en la tasa de fotofosforilación al nivel del cloroplasto.

3. 14. El calcio

El calcio es un catión divalente relativamente grande, con un radio de hidratación de 0,412 nm y una energía de hidratación de 1577 $JMol^{-1}$. Este elemento esencial es absorbido como catión divalente (Ca^{2+}) y su transporte en las membranas plasmalema y del retículo endoplasmático ocurre por una bomba de calcio ATPasa, acompañada de un transporte secundario activo "Ca^{2+}/H^+ "antiporte". En el tonoplasto el transporte de Ca^{2+} se realiza también por un transporte secundario activo Ca^{2+}/H^+ energizado por la fuerza motriz protónica de ATPasa que bombea protones (Marschner, 1995).

El contenido de Ca de las plantas varía entre 0,1 y más del 0,5 % de la masa seca, en dependencia de las condiciones de crecimiento, las especies de plantas y el órgano vegetal. El Ca en las hojas maduras puede alcanzar más del 10 % de la masa seca sin que aparezcan síntomas de toxicidad o inhibición seria del crecimiento, al menos en las plantas calcícolas (Marshcner, 1995). Un contenido de 0,5 % es considerado un nivel adecuado para este elemento en el tejido vegetal (Epstein, 1994).

A escala celular el Ca se encuentra en altas concentraciones en la lámina media de la pared celular, en el exterior de la superficie de la membrana plasmalema, en el retículo endoplasmático, en los cloroplastos y en la vacuola. En los cloroplastos la mayor concentración de Ca (6,5 – 15 mM del total) está combinada en las membranas tilacoidales y en mucha menor cantidad (2,4 a 6,3 µM) en el estroma. Por el contrario, la concentración del Ca en el citoplasma es extremadamente baja y se mantiene en el rango de 0,1 a 0,2 µM de calcio libre, lo cual es imprescindible para prevenir la precipitación de Pi, la competencia con el Mg por sitios de ligamiento y es un prerrequisito para la función del Ca como segundo mensajero. Las bajas concentraciones de Ca libre en el citosol generalmente obedecen a una baja permeabilidad constitutiva de las membranas para este elemento y por la acción de los transportadores de membrana, que lo remueven del citoplasma y lo envían al apoplasto o a almacenes intracelulares como el retículo endoplasmático, los cloroplastos y la vacuola. En la Tabla 3.29 se muestra la importancia de la baja concentración de Ca^{2+} libre sobre la actividad de la enzima fructosa-1-6-bifosfatasa, que regula la síntesis de sacarosa a partir de las triosas-fosfatos transportadas desde los cloroplastos. El incremento de Ca^{2+} a partir de 0,1µM reduce la actividad de la enzima y a la increíblemente pequeña concentración de 1,0µM de Ca libre la actividad enzimática disminuye en 4 veces, especialmente si la concentración de Mg es baja, tal como se observa en el citoplasma de las hojas de espinaca.

Tabla 3.29. Efecto de la concentración de calcio (Ca^{2+} libre) sobre la actividad de la enzima fructosa-1, 6-bisfosfato en el citoplasma de hojas de espinaca

Concentración de Mg (mM)	Concentración de Ca^{2+} (µM)				
	0	0,1	1,0	10	100
1,0	300	250	80	20	-
4,0	760	760	710	620	250

Fuente: Brauer *et al.* (1990)

3.14.1. Funciones del calcio en las plantas

La mayoría de las funciones que cumple este macroelemento esencial en las plantas están relacionadas con la facilidad de formar macromoléculas -debido a su capacidad de coordinación- las cuales, aunque estables, resultan ligamientos intermoleculares reversibles. Entre las funciones que cumple el Ca^{2+} se encuentran: la estabilización de la pared y la membrana celular, su participación en el balance catión-anión y la osmorregulación, en el crecimiento de la planta a través de la extensión celular; en procesos de secreción celular y su función como un segundo mensajero en la conducción de señales entre los factores ambientales y las respuestas en términos de crecimiento y desarrollo.

En las plantas la mayor proporción de Ca^{2+} se localiza en las paredes celulares debido a la función que en ella cumple, por la abundancia de sitios de ligamiento y también por el transporte restringido del calcio hacia el citoplasma. Las combinaciones cálcicas y su relación con el abastecimiento de calcio se muestran en la Tabla 3.30, apreciándose que en las dicotiledóneas como la remolacha azucarera, que poseen una gran capacidad de intercambio catiónico, la combinación dominante es la del calcio con el pectato; cuando se eleva el suministro de este elemento mineral predomina la forma de oxalato. Por otra parte en angiospermas como las Pinaceae (Tabla 3.31) la combinación de oxalato es la forma dominante en que se liga el Ca^{2+} en el apoplasto (pared celular y espacios intercelulares).

Tabla 3.30. Relación entre el suministro de calcio y la proporción del total de calcio en varias formas combinadas en plantas jóvenes de remolacha azucarera

Formas ligadas de Ca	Suministro de Ca en meq L^{-1}	
	0,33	5,0
Soluble en agua	27	19
Pectato	51	31
Fosfato	17	19
Oxalato	4	25
Residuos	1	6

Fuente: Mostafa y Ulrich (1976)

Tabla 3.31. Contenido y forma ligada de Ca en las agujas de un año de edad del abeto noruego para dos condiciones de suelos

Tipo de suelo	Ca total en mg g^{-1} masa seca	Proporción del Ca total		
		Soluble en agua	Pectatos y fosfatos	Oxalato
Rendzina I	7,85	7,4	0,8	91,8
Podsol II	1,60	33,2	2,6	64,2

Fuente: Fink (1992)

3.14.2. Estabilidad de la pared y la membrana celular y los procesos secretorios

Las combinaciones de Ca como pectato en la lámina media son esenciales para el fortalecimiento de las paredes celulares y de todos los tejidos vegetales. La alta concentración de Ca en el apoplasto inhibe drásticamente la actividad enzimática de la poligalacturonasa que degrada los pectatos de la pared celular (Tabla 3.32). En los tejidos deficientes en Ca se eleva la actividad de esta enzima con la consiguiente desintegración de la pared, lo cual es un típico síntoma de su deficiencia y provoca el colapso de tejidos en los peciolos y las partes superiores del tallo.

También la proporción de pectatos de calcio en las paredes celulares es de importancia para la defensa del tejido ante las infecciones fungosas y bacterianas.

En la estabilidad de la membrana y en la integridad de la célula, el Ca^{2+} juega un rol fundamental, dado que se combina con fosfatos y grupos carboxilos de los fosfolípidos de la membrana, así como con proteínas en la superficie membranal. En las plantas la deficiencia de Ca^{2+} provoca pérdidas de la capacidad regulatoria de la membrana y de la compartimentación celular.

Los ligamientos entre el Ca y la membrana protegen a esta de los estreses ambientales causados por salinidad sódica, toxicidad por aluminio, bajas temperaturas y anaerobiosis. En condiciones de salinidad tóxica el Ca ligado a membrana puede ser intercambiado por Na, disminuyendo así el daño. Frente a condiciones de bajas temperaturas y anaerobiosis las combinaciones Ca-membrana son desplazadas para elevar la permeabilidad y de esta manera tienen lugar eflujos de solutos de bajo peso molecular como el K^+.

Tabla 3.32. Efecto del Ca sobre la hidrólisis de los pectatos sódicos por la poligalacturonasa

Concentración de Ca^{2+} (mg L^{-1})	Cantidad de ácido galacturónico separado (µmol 4h)$^{-1}$
0	3,5
40	2,5
200	0,6
400	0,2

Fuente: Corden (1965)

La formación de vesículas secretoras, la emisión de mucílago por la cofia de la raíz y la formación de calosa son fenómenos biológicos o procesos secretores relacionados con el $Ca2^+$ en el citosol en un rango de 0,1 a 1,0 µM.

3.14.3. Balance catión-anión y osmorregulación

En las hojas de las plantas las células acumulan una gran proporción de Ca, donde contribuye al balance catión-anión actuando como contra-ion de aniones inorgánicos y orgánicos. En su función de segundo mensajero, indirectamente juega un rol clave en los fenómenos de osmoregulación que explican el movimiento estomático y los movimientos násticos en las plantas, procesos regulados a través de los cambios del potencial de turgencia en células individuales (células guardas) o tejidos (células pulvínicas motores).

Ya se ha apuntado que los cambios de turgencia son conducidos por flujos, principalmente de K^+, Cl^- y malato, que actúan como componentes osmóticos activos. Actualmente es bien conocido que para la traducción de las señales a respuestas fisiológicas en términos de bomba iónica unida a membrana es necesario un cambio transiente de Ca^{2+} libre en el citoplasma, que abre los canales aniónicos en la membrana y permite los flujos de iones cloruro y malato.

3.14.4. Extensión celular y crecimiento de la planta

La extensión de la raíz cesa muy rápidamente cuando en el medio hay ausencia de Ca^{2+}. El cese del crecimiento de la raíz por ausencia de Ca^{2+} se debe primariamente a la inhibición de la extensión celular. El requerimiento de calcio para el óptimo crecimiento varía entre las especies, siendo mucho menor en las monocotiledóneas que en las dicotiledóneas. En la Tabla 3.33 se observa que la máxima tasa de crecimiento pertenece al centeno (monocotiledónea) a 2,5 µM, mientras que el tomate lo logra a una concentración de 100µM. Genéticamente las diferencias en los requerimientos de Ca^{2+} están cerradamente relacionadas con los sitios ligando en las paredes celulares, que determinan la capacidad de intercambio catiónico, la cual es muy superior en las dicotiledóneas.

Tabla 3.33. Efecto de la concentración de Ca^{+2} en la solución nutritiva sobre la tasa de crecimiento relativo y el contenido de Ca^{+2} en los vástagos

Especie de planta	Concentración de Ca^{2+} (µM)				
	0,8	2,5	10	100	1000
Tasa relativa de crecimiento					
Centeno	42	100	94	94	93
Tomate	3	19	52	100	80
Contenido Ca^{2+} (mg g^{-1}ms)					
Centeno	0,6	0,7	1,5	1,7	10,8
Tomate	2,1	1,3	3,0	12,9	24,9

Fuente: Loneragan y Snowball (1969)

Otro factor que determina los requerimientos de calcio para el óptimo crecimiento de las plantas es la concentración de otros cationes en la solución en que crecen las plantas, entre ellos la concentración de H^+, determinante del pH. Los cationes pueden desplazar a los Ca^{2+} de sus sitios ligando en la superficie de la membrana; por ello los requerimientos de este macroelemento esencial se incrementan cuando se eleva la concentración exterior de metales pesados. En la Tabla 3.34 se aprecia que a pH 4.5 en la solución nutritiva y a concentraciones de Ca inferior a 0,50 mg L^{-1} se reduce marcadamente el crecimiento de la raíz, mientras que a pH 5.6 el crecimiento raigal se mantiene prácticamente constante aún con incrementos de la

concentración del calcio en la solución exterior.

Tabla 3.34. Efectos de la concentración de Ca^{+2} y el pH de la solución sobre la tasa relativa de crecimiento de raíces seminales de soya

Concentración Ca^{2+} (mg L^{-1})	Tasa relativa de crecimiento de la raíz ($mm.h^{-1}$)	
	pH 5,6	pH 4,5
0,05	2,66	0,04
0,50	2,87	1,36
2,50	2,70	2,38

Fuente: Lund (1970)

3.14.5. El calcio como segundo mensajero

Las bajas concentraciones de Ca^{2+} en el citoplasma y las altas en la vacuola y el retículo endoplasmático fundamentan la función de este macroelemento esencial como segundo mensajero en las plantas. Está demostrado que las señales pueden activar al nivel de membrana los canales iónicos para el Ca, incrementándose sus eflujos desde los compartimentos de almacén y elevando la concentración de calcio en el citoplasma. Se ha demostrado que tales incrementos del Ca^{2+} en el citosol son inducidos por el ABA, el AIA, la luz, las infecciones patogénicas y los estreses mecánicos o daños. Aunque en los últimos años este tema ha atraído a muchos investigadores, aún no está claro cómo las señales ambientales recibidas por el plasmalema se trasmiten hasta la vacuola y el retículo endoplasmático, que constituyen los centros de reserva para el calcio. Trewavas y Gilroy (1991) han sugerido que esta misión la puede cumplir el inositol-1,4,5-trifosfato liberado desde la membrana plasmalema, actuando como segundo mensajero.

En el ámbito del citoplasma los blancos principales de las señales cálcicas son las proteínas ligante-calcio conocidas como proteínas modulado-calcio; entre ellas la calmodulina (CaM), las proteínas quinasas dependientes de calcio y las CaM-proteínas quinasas independientes son las más conocidas.

La calmodulina es un polipéptido con 4 sitios ligantes de Ca^{2+}, con el que al ligarse forma CaM; esta en diferentes instancias combina 4 Ca^{2+} con alta selectividad pero reversibles, y los iones Ca cambian la actividad de la CaM. Hoy se conoce que un número relativamente grande de enzimas son dependientes de CaM; entre ellas se incluye la NAD-quinasa, la cual cataliza la conversión de NAD^{+} en NADP, que es el aceptor final de electrones en los cloroplastos.

Algunos expertos opinan que las plantas forman CaM en los suelos calcáreos como una respuesta de adaptación a las altas concentraciones de calcio en estos tipos de suelos.

En el citoplasma el Ca^{2+} activa directamente a las proteínas quinasa dependientes de calcio y estas a su vez fosforilan otras enzimas que desencadenan diferentes reacciones metabólicas y fisiológicas (enzimas que realizan la síntesis de celulosa y calosa que son enviadas al apoplasto, y las bombas ATP del plasmalema). También la CaM activa el funcionamiento de las quinasas y las proteínas de fosforilación, que desencadenan iguales respuestas.

3.15. Microelementos

Los micro-elementos, micro-nutrientes, elementos trazas o elementos menores, como indistintamente se refieren en la literatura especializada, son los minerales esenciales requeridos por las plantas a concentraciones menores a 100 ppm.

Dado que los micronutrientes esenciales son requeridos por las plantas a bajísimas concentraciones es lógico afirmar que su esencialidad excluye las funciones osmóticas y el equilibrio catión-anión a nivel celular. La función principal de los microelementos es la de actuar en los procesos catalíticos enzimáticos, en unos casos como componentes de las enzimas y en otros como moduladores de la actividad de estas.

3.15.1. El hierro

Las plantas absorben el hierro en forma de ion Fe^{2+}. Este ion es muy poco soluble en condiciones de pH alto, por lo que la carencia férrica es frecuente en los suelos alcalinos, salvo que el Fe se encuentre en forma de complejos orgánicos (quelatos) que son absorbidos por la planta con independencia del pH.

Cerca del 80 % del Fe contenido en las hojas se localiza en los cloroplastos, y la deficiencia férrica modifica la estructura cloroplástica. El contenido de Fe en las hojas oscila entre 50 y 300 mg. Kg^{-1} de materia seca, considerándose que la planta con 100 $mg.kg^{-1}$ de materia seca está adecuadamente alimentada de Fe.

El Fe es esencial en la síntesis de clorofila al determinar la formación de ácido aminolevulínico, precursor de las porfirinas y de la conversión de la protoporfirina-Mg en protoclorofilado. El síntoma de deficiencia de Fe más fácilmente observable es la clorosis de las hojas jóvenes,

que se expresa aun cuando este elemento no está presente en las hojas maduras por su poca movilidad en el interior de la planta.

La función principal del Fe es su participación en la composición de las proteínas de los sistemas redox de las plantas. Un grupo de estas -que incluye a los citrocromos (cloroplásticos y mitocondriales), las citocromo-oxidasas, las catalasas y las peroxidasas- son hemoproteínas que tienen como grupo prostético un complejo hierro-azufre; entre ellas se citan la ferrodoxina (transfiere electrones fotosintéticos al $NADP^+$) y la nitrito-reductasa que participa en la asimilación del nitrógeno.

La participación del Fe en la síntesis de clorofilas, las enzimas ferredoxina y los citocromos expresa la influencia que tiene este microelemento en el proceso de la fotosíntesis; mientras, su presencia en las enzimas hemoproteínas como grupo prostético refleja su extraordinario rol en la respiración.

3.15.2. El manganeso

La cantidad de manganeso que contienen las plantas oscila mucho según la especie vegetal. Se cree que el contenido de manganeso en el tejido vegetal varía entre 25 y 250 $mg.kg^{-1}$ de materia seca (Guardiola y García, 1990) y que un nivel adecuado es de 25 $mg.kg^{-1}$ materia seca (Salisbury y Ross, 1994).

El Mn forma parte de varias metaloproteínas; una de estas forma parte del complejo de fotólisis del agua y formación de O_2 en los cloroplastos. También este microelemento es necesario en la actividad de enzimas deshidrogenasas, descarboxilasas, kinasas, oxidasas y otras. Debido a su alta participación en enzimas del ciclo de Krebs, se plantea que es el ion predominante en este ciclo.

Se considera que el Mn juega un rol estructural en el sistema de membranas del cloroplasto y su deficiencia causa desorganización en ellas. La carencia de Mn se refleja en clorosis en las hojas jóvenes o viejas en dependencia de la especie, seguida o asociada a lesiones necróticas.

3.15.3. El cobre

La planta absorbe cobre en las formas iónicas cúprica (Cu^{2+}) y cuprosa (Cu^+). El contenido de cobre en las plantas oscila entre 3 y 15 $mg.kg^{-1}$ de materia seca y se considera por término medio que 6 $mg.kg^{-1}$ de materia seca en la planta es un buen nivel de abastecimiento de este micronutriente. Al igual que el hierro y manganeso, el cobre sufre en la planta procesos de oxidación y reducción unido a proteínas que participan en reacciones redox. Juega un papel importante en la fotosíntesis al formar parte de la plastocianina, que es uno de los transportadores electrónicos del fotosistema II al I y además interviene en la fosforilación cíclica. También tiene influencia marcada en la respiración al ser constituyente de un gran número de enzimas que intervienen en este proceso, entre las que pueden citarse a las fenoloxidasas, las citocromo-oxidasas y otras.

3.15.4. El zinc

Las plantas absorben el zinc en forma iónica (Zn^{2+}). El contenido de zinc en el tejido vegetal oscila entre 15 y 100 $mg.kg^{-1}$ de materia seca; se considera como contenido adecuado 20 $mg.kg^{-1}$ de materia seca. En el tejido se encuentra como catión divalente y no sufre cambios en su estado de oxidación.

La principal función del Zn es como constituyente estructural, si bien actúa también como activador o regulador de un elevado número de enzimas, entre las que se encuentran deshidrogenasas, isomerasas, aldolasas, transfosforilasas y RNA y DNA-polimerasas. Por ello, la deficiencia de Zn provoca diversas alteraciones metabólicas, y especialmente afecta la síntesis proteica y el metabolismo de los carbohidratos.

También los roles fisiológicos y bioquímicos del Zn se relacionan con la síntesis de pigmentos (clorofila, carotenos), con la actividad de las hormonas del crecimiento vegetal (AIA) y la síntesis de grasas y ácidos orgánicos.

3.15.5. El boro

El ácido bórico (H_3BO_3) es la forma en que las plantas absorben el boro, y no se conoce en qué extensión los vegetales alteran esta forma iónica. En el tejido vegetal el contenido de boro oscila entre 15 y 150 $mg.kg^{-1}$ de materia seca y se considera que 20 $mg.kg^{-1}$ de materia seca son suficientes para la actividad metabólica. Aunque no se ha podido demostrar que el boro actúe como activador o componente de ningún enzima, lo cierto es que un déficit de este elemento provoca cambios metabólicos muy rápidos en las plantas.

Se ha demostrado influencia de este microelemento en el transporte de azúcares y en la

respiración, así como en la división y la diferenciación celular. La disminución en el transporte de azúcares en la planta que provoca la deficiencia de boro ha sido relacionada con su efecto en la síntesis de sacarosa por algunos autores; otros consideran que el boro puede formar ciertos complejos con los azúcares, los cuales poseen una polaridad que les permite atravesar mejor las membranas celulares. También se plantea que la deficiencia de boro acarrea considerables alteraciones en la disposición normal de los elementos del floema y el xilema, hasta perder por completo los tejidos su capacidad de conducción.

3.15.6. El molibdeno

El molibdeno existe en el suelo en forma de sales de molibdato (MoO^{4-}) y también como MoS_2; se desconoce si este elemento puede ser absorbido en ambos estados de oxidación. Las necesidades cuantitativas de molibdeno por las plantas son las menores entre todos los elementos esenciales conocidos. Se considera que el contenido de molibdeno puede oscilar entre 0,1 y 5 mg.kg-1 de materia seca, aceptándose 0,1 mg.kg-1 de materia seca como un buen estado nutritivo. El carácter esencial del molibdeno está dado por su participación en los sistemas redox y formar parte de la nitrato-reductasa, enzima que participa en la asimilación del nitrógeno.

3.15.7. El cloro

El cloro es absorbido como ion cloruro (Cl^-) y probablemente permanece en el interior de la planta en forma iónica, formando parte estructural de moléculas orgánicas. La disponibilidad de cloruros en la naturaleza es muy elevada y este elemento se encuentra en los tejidos vegetales a concentraciones entre 100 y 1000 mg.kg-1 materia seca, considerándose que la planta está bien nutrida cuando su concentración es de 100 mg.kg-1 de materia seca.

La esencialidad del cloro se debe a la necesidad de iones Cl^- para la fotólisis del agua y la liberación de O_2. Se piensa que el cloro probablemente actúa como cofactor de la proteína que contiene manganeso. Aunque no está demostrado, se supone que esta función es idéntica para todas las plantas, por lo que se admite que la exigencia de cloro es de carácter universal en el reino vegetal. También es probable que los iones cloruro desempeñen otras funciones esenciales en las plantas. Así, en algunas especies el flujo de K^+ asociado a la apertura estomática está acompañado por un transporte equivalente de aniones, particularmente de cloruro.

3.15.8. El níquel

El níquel es parte fundamental de la ureasa, enzima que cataliza la hidrólisis de la urea en CO_2 y NH_4^+. Hoy en día hay bastantes evidencias de que las plantas forman urea y necesitan de la ureasa para hidrolizarla, por cuanto su acumulación genera toxicidad a los tejidos. En las plantas la urea se forma a partir de la degradación de las bases púricas (adenina y guanina) a través de los ureidos y en leguminosas tropicales (soya, caupí) los ureidos se forman en los nódulos radicales durante la fijación del N_2. Los ureidos originan urea al ser degradados para incorporar el nitrógeno al metabolismo vegetal.

El níquel es un elemento metálico y resultó incorporado como elemento esencial al crecimiento y desarrollo de las plantas hace muy poco tiempo; el requerimiento de las plantas es bajísimo, aproximadamente 200 µg para el ciclo vital y está presente en valores muy bajos oscilantes, entre 0.05 y 5.0 mg.kg-1 (Bonilla, 2001).

3.16. Transporte iónico en la planta

En páginas anteriores se analizó la absorción iónica a nivel de raíz, la permeabilidad membranal, el transporte iónico a través de las membranas, los tipos de transportadores y el rol de las bombas de protones ATPasa. Aquí el énfasis fundamental se colocará en el transporte iónico de la raíz al xilema y de este a las hojas, así como en la intervención del floema en el movimiento iónico. No obstante se retomará una parte de los aspectos analizados cuando se explicó el rol que juega la raíz.

Los solutos en el suelo -sales, iones y moléculas orgánicas- llegan a las raíces mediante difusión a través de la solución del suelo, por arrastre o flujo másico del agua y por crecimiento de las raíces hacia el lugar donde estos solutos se encuentran. Tal afirmación evidencia la extraordinaria influencia que tienen la humedad del suelo y el crecimiento de la raíz en la nutrición mineral de las plantas. Una vez que los nutrientes minerales entran en contacto directo con la raíz, su movimiento en esta puede tener lugar vía apoplasto o simplasto, o por ambas vías al unísono antes de ser incorporados al xilema.

El volumen o superficie del tejido exterior a las membranas celulares en las células radicales, comúnmente denominado apoplasto, es de libre acceso a los solutos. Los elementos minerales llegan al apoplasto y se mueven en él mediante procesos pasivos como la difusión y arrastre másico. Se considera que el espacio libre aparente no supera el 4-6 % del volumen celular.

Mediciones realizadas a sistemas radicales con Manitol-^{14}C revelan que del 5 al 20 % del volumen tisular de la planta está ocupado por las paredes celulares.

En el apoplasto o espacio libre aparente del sistema radical de las plantas una parte de los iones está en forma libre en la fase acuosa, mientras otros están retenidos (adsorbidos) por las cargas eléctricas flojas de los grupos carboxilos (R-COO-) de la pared, los que actúan como intercambiadores de cationes, provocando por equilibrio Donnan una acumulación no metabólica de cationes y una repulsión de aniones en el apoplasto. Lo anterior determina la capacidad de intercambio catiónico de las especies vegetales, afirmándose que es variable entre ellas; se señala que para las dicotiledóneas el mayor rango es de 20 a 65 meq.100 g^{-1} de masa seca y para las monocotiledóneas de 5 a 30 meq.100 g-^{1} de masa seca.

Los iones que se desplazan por la vía apoplástica no pueden llegar al xilema debido a la existencia de la banda de Caspary en la endodermis, la cual es impermeable al agua y a los solutos disueltos en ella; por esa razón los iones deberán ser incorporados al simplasto atravesando las membranas mediante transporte activo antes de ser liberados en los vasos leñosos del xilema (Figura 3.11).

Inmediatamente después de las paredes celulares se encuentran los citoplasmas de las células; a esta fase continua de las raíces se le llama simplasto. Las células vegetales están interconectadas por puentes citoplasmáticos denominados plasmodesmos, que son poros cilíndricos de 20 a 60 nm de diámetro. Cada plasmodesmo está forrado con una membrana (plasmalema) que contiene un tubo estrecho, el desmotubo, que es una continuación del retículo endoplasmático. La cantidad de plasmodesmos es elevada; así, en las células de las paredes tangenciales de la endodermis de cebada y en las zonas de contacto entre células del corte de la cebolla se ha calculado la existencia de 10^8 plasmodesmos.cm-^{2}.

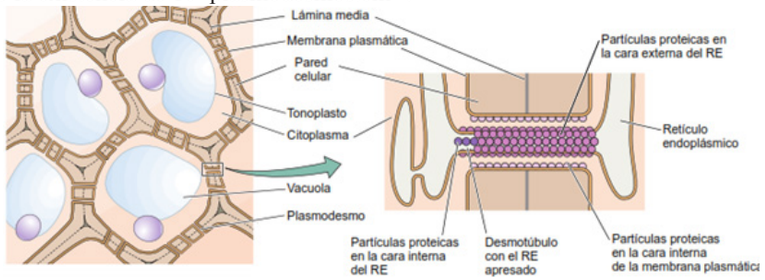


Figura 3.11. Representación ampliada de plasmodesmo al nivel de membrana celular. Fuente: Taíz y Zeiger (2006).

La mayoría de los iones se incorpora al simplasto en la superficie de las raíces e inmediatamente comienza su desplazamiento de una célula a otra a través de los plasmodesmos, obedeciendo al parecer a la difusión. La velocidad del movimiento iónico radical es del orden de 2 a 4 cm.h^{-1}. Durante el transporte de los elementos minerales a través del simplasto, estos pueden acumularse en las vacuolas de manera reversible, y los intercambios de iones entre las vacuolas y los citoplasmas en las células radicales dependerán de la concentración de iones en la raíz y del abastecimiento de nutrientes que tenga éste órgano. En resumen, el movimiento iónico a través de la ruta simplástica y la ruta apoplástica define la capacidad de absorción iónica de las raíces de la planta.

Los minerales se desplazan por el simplasto desde la rizodermis y atraviesan el córtex, la endodermis, el parénquima leñoso y finalmente se incorporan a los vasos leñosos del sistema conductor de la estela central en la raíz (Figura 3.9). Por otra parte, en el movimiento de la ruta apoplástica a nivel de la endodermis, los nutrientes tienen que pasar al simplasto y de aquí nuevamente al apoplasto del parénquima xilemático, y después ser descargados a los vasos leñosos. Para algunos investigadores el movimiento iónico y su descarga al xilema son de naturaleza pasiva a favor del gradiente de potencial electroquímico. Para otros, la descarga obedece a la existencia de una secreción activa a través de la membrana del parénquima xilemático, lo que implicaría por tanto dos procesos de transporte activo de propiedades distintas. Las evidencias de estudios bioquímicos (De Boer y Wegner, 1997) inclinan a pensar que la descarga de la región del parénquima xilemático a los vasos leñosos obedece a un transporte de naturaleza activa, fundamentado en los hallazgos de la existencia de canales iónicos especializados para eflujos e influjos de iones, canales para el agua y bombas de protones en las membranas del parénquima xilemático, tal como lo representan Fernandes y Souza (2006) en la Figura 3.12.

El transporte de los iones, entendido como su circulación y distribución en la planta, tiene lugar a través del simplasto y por el apoplasto. Este fenómeno tiene un gasto energético en el funcionamiento de las bombas de protones y de los restantes tipos de transportadores al nivel de las membranas celulares. La circulación en el xilema se debe a la corriente transpiratoria que los hace llegar a las hojas. Existe circulación desde las hojas hasta las raíces, como se puede observar en la Figura 3.12, formando parte del flujo floemático de sustancias orgánicas hacia las raíces.

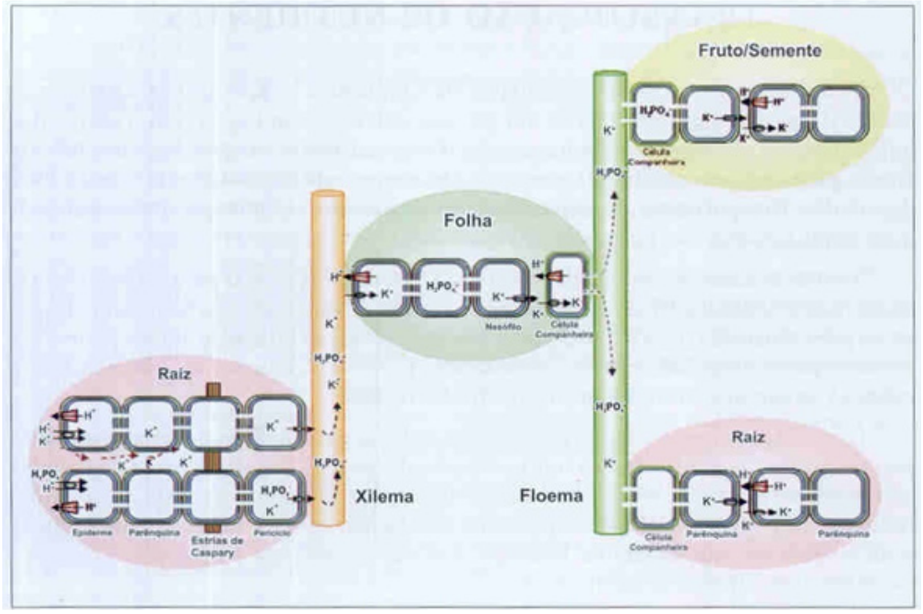


Figura 3.12. Representación de los nutrientes minerales desde su absorción, translocación en el xilema, distribución entre las partes aéreas y la raíz. Fuente: Fernandes y Souza (2006).

Después de ser incorporados al xilema en las raíces, los elementos minerales se mueven por este sistema conductor hacia las hojas, flores, frutos, ramas en crecimiento y hacia el cambium en el tallo. La corriente transpiratoria arrastra los iones distribuyéndolos hacia todas las partes de la planta e impidiendo su acumulación en las zonas de descarga en la raíz.

En el flujo xilemático la mayoría de los elementos minerales (K, Mg, Na, Mn, Zn, Cu), se encuentran en su forma iónica libre; otros pueden encontrarse libres o combinados (P, N, S) y el Fe y Ca se mueven quelatados. La velocidad para el transporte es normalmente del orden de 10-150 $cm.h^{-1}$, aunque valores tan elevados como 8 m.h-1 han sido señalados en ocasiones (Guardiola y García, 1990).

En su recorrido por el xilema se realiza intercambio de nutrientes con los tejidos vecinos y

los cationes polivalentes son retenidos por las cargas de la pared, que retrasan de esta manera su transporte hacia los órganos superiores de la planta. También los elementos minerales son absorbidos por las células parenquimáticas y de célula a célula se produce un transporte iónico lateral hacia el cambium y otros sumideros. En diferentes zonas a lo largo del recorrido hay una transferencia de elementos minerales del xilema al floema.

3.17. El cambio climático y sus efectos en la nutrición mineral

Entre los cambios climáticos que interesa destacar se encuentran el incremento de la concentración de CO_2, el aumento de la temperatura media y la modificación de los patrones de precipitación (que ha generado y acentuado la sequía para algunas regiones), por sus efectos sobre las plantas y en particular para analizar las respuestas fisiológicas de indicadores de la nutrición mineral en las plantas superiores.

De acuerdo con Houghton et al. (1990) la concentración de CO_2 en la atmósfera se ha incrementado en los dos últimos siglos desde 280 ppm hasta el valor actual de aproximadamente 400 ppm; se prevé que alcance más del doble de la concentración preindustrial en este siglo XXI, y según Drake et al. (1997) se espera que el aumento de la concentración de CO_2 tenga un impacto considerable en las plantas cultivadas -y en general en toda la vegetación- a través de cambios en la fotosíntesis y otros procesos fisiológicos.

Es imperativo destacar que en investigaciones sobre los efectos interactivos entre elevadas concentraciones de CO_2 y periodos de estrés hídrico y aumento de temperatura, realizadas con el apoyo de análisis multivariado, se ha encontrado que estos factores afectan negativamente a los procesos de desempeño fisiológico de una forma que no se puede apreciar en análisis simples (Albert et al., 2011).

La interacción de estos factores depende de las estrategias de crecimiento de las plantas estudiadas y de su capacidad de adaptarse a las condiciones de falta de agua, como es el caso de especies invasoras con tolerancia térmica del fotosistema II (Godoy et al., 2011). Las interacciones de las plantas con factores ambientales como la irradiación, la temperatura, la disponibilidad de nutrientes y la relación fuente-sumidero, alteran el aumento de las tasas de asimilación observadas en altas presiones parciales de CO_2, por lo que estas condiciones constituyen un nuevo foco de estudio en el escenario del calentamiento global (Yepes y Silveira, 2011).
Conexiones muy estrechas existen entre los metabolismos del C y del N; ambos se regulan

recíprocamente (Evans, 1983; Llorens et al., 2003). Así, en el proceso de asimilación del nitrógeno en las plantas, las enzimas nitrato-reductasa (NR), nitrito-reductasa (NiR), glutamato-sintasa (GS) y glutamato-deshidrogenasa (GDH) son enzimas clave en el metabolismo del nitrógeno, y al mismo tiempo están involucradas en la fotosíntesis y el metabolismo de carbohidratos (Sibout y Guerrier, 1998; Llorens et al., 2003; Hirel et al., 2005). Por otra parte, la asimilación del nitrógeno en las plantas requiere poder reductor, ATP y esqueletos carbonados que en última instancia dependen de la fotosíntesis. Esta a su vez depende de la disponibilidad de nutrientes -como el nitrógeno- y de sus tasas de absorción y asimilación. Bajo el creciente aumento de CO_2 atmosférico, se ha constatado que las tasas de fotosíntesis se incrementan; dicha respuesta, sin embargo, puede variar con la especie y el tipo de metabolismo. La incidencia de las altas concentraciones de CO_2 sobre la asimilación del nitrato y del amonio presenta resultados contradictorios: se han obtenido ligeros incrementos de la actividad NR en especies como mostaza (Maevskaya et al., 1990) y en *Vigna radiata* (Sharma y Sen Gupta, 1990), y descensos en otras como trigo (Hocking y Meyer, 1991a, b) o maíz (Purvis et al., 1974).

En la variedad de cebada Iranis, se ha observado un 17% más de nitrato en elevada concentración de CO_2 que a la concentración de CO_2 que se considera ambiental en la actualidad (Pérez-López, 2008). Estos resultados indican que una atmósfera rica en CO_2 puede inducir una mayor toma de nitrato a pesar de presentar menores tasas de transpiración. También Robredo (2011) trabajando con la misma variedad de cebada observó mayores actividades en el metabolismo de la asimilación de nitrato a concentraciones de CO_2 superiores a la ambiental.

En cebada, Robredo (2011) estudió la respuesta de esta especie (en cuanto al metabolismo del nitrógeno) al impacto de la sequía y las elevadas concentraciones de CO_2 -adaptación al cambio climático- y entre sus resultados destaca:

1. El efecto del elevado CO_2 sobre las enzimas NR, GS, GDH-NAD+ y sobre el contenido en proteína fue significativo tanto si las plantas se regaban como si se sometían a sequía, y el efecto de la alta concentración de CO_2 era mayor en las plantas de sequía que en las regadas. La actividad GDH-NADH no se vio afectada significativamente por la CO_2. Por la concentración de CO_2 estimula la reducción de nitrato y la posterior incorporación del amonio. Las plantas sometidas a estrés hídrico mantienen las actividades NR, GS, GDH-NAD+ más altas que las plantas en sequía y CO_2 ambiental. Este hecho proporciona mejores condiciones de crecimiento a las plantas sometidas a la elevada concentración de CO_2, permitiendo un mayor desarrollo del cultivo que a las plantas de CO_2 ambiental.

2. La capacidad de las plantas para recuperarse tras el restablecimiento del riego fue constatada en todos los indicadores del metabolismo del nitrógeno evaluados. La actividad GDH-NAD+ fue la que mostró una mayor diferencia con sus respectivos controles. Esto confirma que a pesar de que el estrés hídrico alcanzado apareció bajo ambas concentraciones de CO_2, era entre moderado (a los nueve días de sequía) y severo (a 13 y 16 días), y sus efectos se mostraron reversibles.

3. La elevada concentración de CO_2 aceleró y mejoró la recuperación del metabolismo del nitrógeno tras la rehidratación.

Jaramillo (2014) al analizar los efectos de la elevada concentración de CO_2 en la fisiología de las plantas en relación con la nutrición mineral, señala que se ha demostrado que las plantas con una mayor cantidad de raíces expuestas a altos niveles de CO_2 dejan de producir citoquininas y responden en menor grado a la presencia de NO_3 en el suelo. Agrega que se sabe muy poco sobre la interacción de las altas concentraciones de CO_2 con otros elementos; sin embargo, Saxe et al. (1998) plantean que en el caso de los nutrientes, muchos estudios muestran que la limitación de estos reduce las respuestas de la fotosíntesis y del crecimiento a elevadas concentraciones de CO_2. Así, Turnbull et al. (2002), Kruse et al. (2003) y Walter et al. (2005) señalan que la disponibilidad de nutrientes minerales se encuentra entre los factores que pueden alterar la respuesta de incremento de la fotosíntesis bajo condiciones de elevada concentración de CO_2, En relación con lo anterior señala Jiménez (2014) que la acción combinada de los diferentes factores del efecto invernadero (aumento de las concentraciones de CO_2, de vapor de agua en la atmósfera y de las temperaturas) podría conducir a una mayor producción de biomasa, pero sólo si las plantas recibieran además un aporte de otros nutrientes esenciales como el nitrógeno, el fósforo y el potasio.

En cuanto al nitrógeno, Jaramillo (2014) precisa que la fotorrespiración es necesaria para usar el NO_3, por lo que las plantas con fotorrespiración reducida pueden no adaptarse en ambientes bajos de N y con alto CO_2. Es posible, pues, que el uso de fertilizantes amoniacales y no de nitratos sea necesario para cultivos expuestos a altas concentraciones de CO_2 (Serrano, 1989).

3.18. Lecturas recomendadas

º Azcón-Bieto, J. y Talón, M. Fundamentos de Fisiología Vegetal. 2da Edición. Madrid. MacGraw-Hill Interamericana. 2008. 639 pp.

º Bidwell, R. G. S. Fisiología Vegetal. Segunda reimpresión en español. México DF. A.G.T. Editor S. A. 1993. 784 pp.

º Taíz, L. y Zeiger, E. Fisiología Vegetal. Volumen I y II. Publicacions de la Universitat Jaume I. 2006. 1265 pp.

3.19. Bibliografía

º Albert, K. R., Mikkelsen, T. N., Michelsen, A., Ro-Poulsen, H. y Van der Linden, L. Interactive effects of drought, elevated CO2 and warming on photosynthetic capacity and photosystem performance in temperate heath plants. Journal of Plant Physiology (2011). 168, 1550-1561.

º Arnon, D.I and Stout, P.R. The essentiality of certain elements in minute quantity for plants with special reference to copper. Plant Physiology (1939). 14, 371-375.

º Bamji, M. S. y Jagendorf, A. T. Amino acid incorporation by wheat chloroplasts. Plant Physiology (1966). 41, 764-770.

º Baszyński, T., Warchołowa, M., Krupa, Z., Tukendorf, A., Król, M. y Wolińska, D. The effect of magnesium dificiency on photochemical activities of rape and buckwheat chloroplasts. Zeitschrift für Pflanzenphysiologie (1980). 99 (4), 295-303.

º Bermejo, I. Agricultura y cambio climático. El Ecologista (2010) 67, 18-22.

º Bloom, A. J., Sukrapanna, S. S. y Warner, R. L. Root respiration associated with ammonium and nitrate absorption and assimilation by barley. Plant Physiology (1992). 99, 1294-1301.

º Bonilla, I. (2001). Los elementos minerales. En: Fundamentos de Fisiología Vegetal (pp. 83-98). Barcelona, Edicions Universitat de Barcelona.

º Brauer, M., Sanders, D. y Stitt, M. Regulation of photosynthetic sucrose synthesis: a role for calcium? Planta (1990). 182 (2), 236-243.

º Cakmak, I., y Marschner, H. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione reductase in bean leaves. Plant Physiology (1992). 98 (4), 1222-1227.

º Campbell, M., Dunn, R., Ditterline, R., Pickett, S. y Raboy, V. Phytic acid represents 10 to 15% of total phosphorus in alfalfa root and crown. Journal of Plant Nutrition (1991). 14 (9), 925-937.

º Chaumont, F y Tyerman, D. Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. Plant Physiology (2014). 164, 1600-1618.

º Corden, M. E. Influence of calcium nutrition on fusarium wilt of tomato and polygalacturonase activity. Phytopathology (1965). 55, 222-224.

º De Armas, R., Ortega, E. y Rodés, R. (1988). Metabolismo del nitrógeno en las plantas. En: Fisiología Vegetal (pp.118-128). La Habana, Ed. Pueblo y Educación.

º De Boer, A. H. y Wegner, L. H. Regulatory mechanisms of ion channels in xylem parenchyma cells. J. Exp. Bot. (1997). 48 (Special_Issue), 441-449.

º Drake, B. G., Gonzalez-Meler, M. A. y Long, S. P. More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO2? Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology (1997). 48, 609-639.

º Epstein, E y Bloom, A. J. Nutricao mineral de plantas. Principios e perspectivas. 3 ed. Londrina. 2006.

º Ergle, D. R. y Eaton, F. M. Sulphur nutrition of cotton. Plant Physiology (1951). 26 (4), 639-654.

º Erisman, J. W., Sutton, M. A., Galloway, J., Klimont, Z. y Winiwarter, W. How a century of ammonia synthesis changed the world. Nature Geoscience (2008). 1 (10), 636-639.

º Evans, J. R. Nitrogen and photsynthesis in the flag leaf of wheat (Triticum aestivum L.). Plant Physiology (1983). 72, 297-302.

º Fernandes, M. S. y Pereyra, R. O. R. Mineral Nitrogen in Plant Physiology and Plant Nutrition. Critical Reviews in Plant Sciences (1995). 14 (2), 111-148.

º Fernandes, M. S. y Souza, S. R. V. (2006). Absorcao de nutrientes. En: Nutricao Mineral de Plantas (pp. 1-5). Vicosa, Ed. Fernandes M.S.

º Fink, S. Occurrence of calcium oxalate crystals in non-mycorrhizal fine roots of Picea abies (L.) Karst. Journal of Plant Physiology (1992). 140 (2), 137-140.

º Freeden, A. L., Rao, I. M. y Terry, N. Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in Glycyne max. Plant Physiology (1989). 89, 225-230.

º Furlani, A. M. C. (2004). Nutricao mineral. Fisiología Vegetal. Rio de Janeiro. Guanabara Koogan.

º Glass, A. D. M. Plant nutrition: An introduction to current conceps. Boston. Jones and Bartlett Publishers, Inc. 1989.

º Gomes, D., Agasse, A., Thiébaud, P., Delrot, S., Gerós, H., y Chaumont, F. Aquaporins are multifunctional water and solute transporters highly divergent in living organisms. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biomembranes (2009). 1788 (6), 1213-1228.

º Grewal, J. S. y Singh, S. N. Effect of K nutrition on frost damage and yield of potato on alluvial soils of Punjab. Plant and Soil (1980). 57, 105-110.

º Guardia, M. D. y Benlloch, M. Effects of potassium and gibberellic acid on stem

growth of whole sunflower plants. Physiologia Plantarum (1980). 49 (4), 443-448.
º Guardiola, J. L. y García, A. (1991). Absorción y transporte del agua. Transpiración. En: Fisiología Vegetal I: Nutrición y transporte. (pp. 65-123). Madrid, Síntesis.
º Hartt, C. E. Effect of potassium deficiency upon translocation of 14C in attached blades and entire plants of sugarcane. Plant Physiology (1969). 44 (10), 1461-1469.
º Hell, R. Molecular physiology of plant sulfur metabolism. Planta (1997). 202 (2), 138-148.
º Hirel, B., Andrieu, B., Valadier, M. H., Renard, S., Quillere, I., Chelle, M., Pommel, B., Fournier, C. y Drouet, J. L. Physiology of maize. II: Identification of physiological markers representative of the nitrogen status of maize (Zea mays) leaves during grain filling. Physiologia Plantarum (2005). 124, 178-188.
º Hocking, P. J. y Meyer, C. P. Effects of CO2 enrichment and nitrogen stress on grown and partitioning of dry matter and nitrogen in wheat and maize. Australian Journal of Plant Physiology (1991a). 18, 339-356.
º Hocking, P. J, Meyer, C. P. Carbon dioxide enrichment decreases critical nitrate and nitrogen concentrations in wheat. Journal of Plant Nutrition (1991b). 14, 571-584.
º Houghton, J. T., Jenkins, G. J. y Ephramus, J. J (1990) Climate Change: The IPCC Scientific Assesment. Cambridge University Press, Cambridge.
º Humble, G. D. y Raschke, K. Stomatal opening quantitatively related to potassium transport. Evidence from electron probe analysis. Plant Physiology (1971). 48, 447-453.
º Jaramillo, R. V. 2014. Cambio climático y agricultura. Fisiología y efectos en la nutrición mineral. IPBI. En: http://nla.ipni.net. Consulta 04/04/2015.
º Jiménez, A (2014) Cambio climático: La respuesta de las plantas. En http://mundobiologia.portalmundos.com/cambio-climatico-la-respuesta-de-las-plantas. Consulta 13/04/2015.
º Kruse, J., Hetzger, I., Mai, C., Polle, A. y Rennenberg, H. Elevated CO2 affects N metabolism of young poplar plants (Populus tremolo XP. alba) differently at deficient and sufficient N-supply. New Phytologist (2003). 157, 65-81.
º Lauriente, D. H. (1995). Chemical Economics Handbook. En: http://wwwcmrc. sri. com. Consulta: 06/08/2015.
º Lee, R. B. y Rudge, K. A. Effects of nitrogen deficiency on the absorption of nitrate and ammonium by barley plants. Annals of Botany (1986). 57 (4), 471-486.
º Li, G., Santoni, V. y Maurel, C. Plant aquaporins: Roles in plant physiology. BBA-General Subjects (2014). 1840 (5), 1574-1582.
º Lin, D. C. y Nobel, P. S. Control of photosynthesis by Mg2+. Arch. Biochem. Biophys. (1971). 145, 622-632.

º Llorens, L., Penuelas, J. y Estiarte, M. Ecophysiological responses of two Mediterranean shrubs, Erica multiflora and Globularia alypum, to experimentally drier and warmer conditions. Physiologia Plantarum (2003). 119, 231-243.
º Loomis, R. S. y Connor, D. J. Crop ecology: productivity and management in agricultural systems. Cambridge University Press. 1992.
º Loneragan, J. F. y Snowball, K. Calcium requirements of plants. Aust. J. Agric. Research (1969). 20 (3), 465-478.
º Lund, Z. F. The effect of calcium and its relation to several cations in soybean root growth. Soil Sci. Soc. Am. Proc. (1970). 34, 456-459.
º Maevskaya, S. N., Andreeva, T. F., Voedudskaya, S. Y. U. y Cherkanova, S. Effect of high carbon dioxide concentration on photosynthesis and nitrogen metabolism in leaf mustard plants. Fiziologia Rastenii (1990). 37, 921-927.
º Malavolta, E. Elementos de nutricao mineral de plantas. Sao Paulo. Agronomica Ceres. 1980. 254 pp.
º Maldonado, J. M. (1996). Asimilación del nitrógeno y del azufre. En: Azcón-Bieto, J. y Talón, M. Fisiología y Bioquímica Vegetal (pp. 215-236). Madrid. Ed. Interamericana-McGraw-Hill.
º Marschner, H. Mineral Nutrition of Higher Plants. Londres, Academic Press. 1995.
º Matsumoto, S., Ae, N. y Yamagata, M. Nitrogen uptake response of vegetable crops to organic materials. Soil Science and Plant Nutrition (1999). 45 (2), 269-278.
º Mengel, K. y Kirkby, E. A. Principles of Plants Nutrition. Berna. International Potash Institute. 1987. 687 pp.
º Metternicht, G. I. y Zinck, J. ARemote sensing of soil salinity: potentials and constraints. Remote sensing of Environment (2003). 85 (1), 1-20.
º Mostafa, M. A. E. y Ulrich, A. Absorption, distribution and form of Ca in relation to Ca deficiency (tip burn) of sugar beet. Crop Sci. (1976). 16, 27-30.
º Nasholm, T., Ekblat, A., Nodin, A., Giesler, R., Hogber, M. y Hogberg, P. Boreal forest plants take up organic nitrogen. Nature (1998). 392 (6679), 914-916.
º Okamoto, M. y Okada, K. Differential responses of growth and nitrogen uptake to organic nitrogen in four graminaceus crops. J. Exp. Bot. (2004). 55 (402), 1577-1585.
º Pérez-López, U. Respuestas fisiológicas de la cebada a la interacción de la salinidad y el elevado CO2. Prospección ante el cambio climático. Tesis de Doctorado en Ciencias. España. Universidad del País Vasco (2008).
º Purvis, A. C., Peters, D. B. y Hageman, R. H. Effect of carbon dioxide accumulation and nitrate reductase induction in corn seedlings. Plant Physiology (1974). 53, 934-941.
º Rabie, G. H. y Almadini, A. M. Role of bioinoculants in development of salt-tolerance

of Vicia faba plants under salinity stress. African Journal of Biotechnology (2005). 4 (3), 210.
º Robredo, A. Mecanismos fisiológicos de respuesta de la cebada al impacto de la sequía y el elevado CO2 - Adaptación al cambio climático. Tesis de Doctorado en Ciencias. País Vasco. España. Universidad del País Vasco (2011). 251 pp.
º Roque, A. D y Ribeiro, G. N. I-Elementos essenciaes e benéficos. En: Nutricao Mineral de Plantas (pp. 1-5). Vicosa, Ed. Fernandes M.S.
º Rubin, B. A. (1984). Recambio hídrico en el organismo vegetal. En: Curso de Fisiología Vegetal (pp. 371-400). Moscú, Editora Vnestorgizdat.
º Salisbury, F. B. y Ross, C. W. Fisiología Vegetal. Grupo Editorial Iberoamericana, México, 1994. 759 pp.
º Saxe, H., Ellksworth, D. S. y Heath, J. Transley Review: Tree and Forest functioning in an enriched CO2 atmosphere. New Phytologist (1998). 139, 395-436.
º Stanford, G. y Epstein, E. Nitrogen mineralization-water relations in soils. Soil Sci. Soc. Am. Proc. (1974). 38, 103-107.
º Serrano, R. Structure and function of plasma membrane ATPase. Annual Review of Plant Phisiology and Plant Molecular Biology (1989). 40, 61-94.
º Serrano, R. y Gaxiola, R. Microbial models and salt stress tolerance in plants. Critical Reviews in Plant Sciences (1994). 13 (2), 121-138.
º Sharma, A. y Sen Gupta, U. K. Carbon dioxide enrichment effects of photosynthesis and related enzymes in Vigna radiata L. Wilczek. Indian Journal of Plant Physiology (1990). 33, 340-346.
º Sibout, R. y Guerrier, G. Solute incompatibility with glutamine synthetase in waterstressed Populus nigra. Environmental and Experimental Botany (1998). 40, 173-178.
º Siddiqi, M. Y., Glass, A. D., Ruth, T. J. y Fernando, M. Studies of the regulation of nitrate influx by barley seedlings using 13NO3−. Plant Physiology (1989). 90 (3), 806-813.
º Steinfeld, H., Gerber, P., Wassenaar, T., Castel, V., Rosales, M. y De Haan, C. La larga sombra del ganado: Problemas ambientales y opciones. 2009. FAO.
º Tiburcio, A. F., Figueras, X. y Campos, J. (1993). Poliaminas. En: Fisiología y Bioquímica Vegetal (pp. 357-377) Ed. Interamericana McGraw-Hill.
º Trewavas, A. y Gilroy, S. Signal transduction in plant cells. Trends in Genetics (1991). 7 (11-12), 356-361.
º Turnbull, M. H., Murthy, R. y Griffin, K. L. The relative impacts of daytime and nighttime warming on photosynthetic capacity in Populus deltoides. Plant Cell and Environment (2002). 25, 1729-1737.
º Umezawa, T., Shimizu, K., Kato, M. y Ueda, T. Enhancement of salt tolerance in soybean with NaCl pretreatment. Physiologia Plantarum (2000). 110 (1), 59-63.
º Virtanen, A. I. y Hakala, M. Anaerobic nitrogen fixation and formation of oxime nitrogen. Acta Chem. Scand. (1949). 3, 1044-1049.
º Walter, A., Christ, M., Barron-Gafford, G., Grieve, A., Murthy R y Rascher, U. The effect of elevated CO2 on diel leaf growth cycle, leaf carbohydrate content and canopy growth performance of Populus deltoides. Global Change Biology (2005). 11, 1207-1219.
º Willenbrink, J. Uber Beziehungen Zwischen Proteinumstaz und Schwdfelversorgung derchloroplasten. Z. Pflanzenphysiol. (1967). 56, 427-438.
º Yagudin, B., Smirnov, P. y Peterburski, A. (1984). Nutrición de las Plantas. En: Agroquímica (pp. 45-118). Moscú, Ed. Mir.
º Yaycili, O. y Alikamanoğlu, S. Induction of salt-tolerant potato (Solanum tuberosum L.) mutants with gamma irradiation and characterization of genetic variations via RAPD-PCR analysis. Turkish Journal of Biology (2012). 36 (4), 405-412.
º Yepes, A y Silveira, M. B. Respuestas de las plantas ante los factores ambientales del cambio climático global – revisión. Colombia Forestal (2011). 14 (2), 213-232.
º Yoshida, S., Naveser, S. A. y Ramírez, E. A. Effects of silica and nitrogen supply on some leaf characters of rice plant. Plant and Soil (1969). 31, 48-56.
º Zimmermann, S y Sentenac, H. Plan ion channels. From molecular structure to physiological function. Cell Biol. (1999). 2, 477-482
º Zonta E., da Costa Brasil, F., Goi S. y Texeira da Rosa, M. M. II-O sistema radicular e sus interacoes com o ambiente edafico. En: Nutricao Mineral de Plantas (pp. 8-52). Vicosa, Ed. Fernandes M.S.

3.20. Actividades

1. ¿Qué criterio determina que un elemento químico sea considerado como esencial para la nutrición de las plantas?
2. ¿Cómo se produce la absorción de los elementos minerales?
3. ¿Qué diferencias generales puede establecer entre las funciones de los macroelementos y los microelementos en las plantas?
4. ¿Qué implicaciones puede tener para las plantas el cambio climático, desde la perspectiva de la absorción mineral?

3.21. Resumen

El análisis químico practicado a la masa seca vegetal revela que entre el 90 y el 95% de esta se compone de carbono (45%) oxígeno (hasta 45%) e hidrógeno (hasta 6%), los que se obtienen principalmente del aire y forman los compuestos orgánicos. Un 5-10% de la materia seca de la planta corresponde a los nutrientes minerales que los vegetales absorben mayoritariamente desde el suelo. La composición en minerales es variable entre las plantas, sus órganos y tejidos. Para las plantas no leñosas la composición mineral puede alcanzar del 15 al 20% de la masa seca.

Para que un elemento mineral sea considerado esencial deberá cumplir con los siguientes criterios: que su deficiencia impida que la planta cumpla su ciclo de vida, que no pueda ser sustituido por otro de propiedades similares y que participe directamente en el metabolismo de la planta. Los elementos minerales esenciales (EME) aparecen clasificados en la literatura: por la cantidad en que son requeridos por la planta, como macroelementos y microelementos; por la movilidad en el interior de la planta, como móviles o poco móviles; por sus propiedades físico-químicas, en metales y no metales, y por las funciones y roles metabólicos que cumplen en las plantas. Los EME son: H, C, O, N, P, K, Ca, Mg, P, S, Cl, B, Fe, Mn, Zn, Cu, Ni y Mo, y la concentración en que aparecen -expresada en mmol.g1 de masa seca- abarca desde 0.001 para el molibdeno hasta 60 000 para hidrógeno.

La absorción mineral por la raíz es un proceso altamente selectivo, acumulativo y que ocurre con elevada rapidez y durante periodos prolongados, debido a la capacidad biológica de las membranas celulares de seleccionar qué solutos penetran al interior, a causa de la existencia de proteínas transmembranales (bombas de transporte, canales iónicos, transportadores). La absorción mineral es de naturaleza activa, al consumir ATP y NADH por parte de las bombas de protones, que generan diferencias de potenciales electroquímicos, y existe también la absorción pasiva a favor de gradientes de potenciales. La capacidad de absorción y el transporte iónico al nivel de membranas, entre células y órganos, depende del tipo de planta; en estos procesos influyen múltiples factores del ambiente en que crecen (químicos, físicos y biológicos). Los elementos minerales, excepto el C, H y el O, se absorben en forma iónica, y el N y el S deben ser asimilados con un alto coste energético. El metabolismo del N está fuertemente interconectado con el metabolismo del C y ambos están regulados por diferentes factores y juegan un rol trascendental en la vida de las plantas.

Los elementos minerales esenciales cumplen roles metabólicos y fisiológicos decisivos en el funcionamiento de las plantas. Un primer grupo comprende los elementos que forman los compuestos orgánicos de las plantas, que después de ser absorbidos, sus formas iónicas ($NO3^-$, $NH4^+$ y $SO4^-$) deben ser oxidados y reducidos en el proceso de asimilación. En un segundo grupo, los elementos P, Bo y Si son importantes en las reacciones de transferencia de energía o en el mantenimiento de la integridad estructural; estos nutrientes a menudo están presentes en el tejido vegetal como ésteres de fosfato, boratos y silicatos, en los que el elemento grupal está unido al grupo hidroxilo de una molécula orgánica. Un tercer grupo lo forman K, Na, Mg, Ca, Mn, y Cl, que están presentes en el tejido vegetal como iones libres o iones combinados a sustancias como ácidos pécticos en la pared celular; de particular importancia son sus roles como cofactores de enzimas y en la regulación de los potenciales osmóticos celulares. Por último, en el cuarto grupo están clasificados los elementos minerales esenciales Fe, Cu, Zn, Mo y Ni, que tienen roles importantes en las reacciones incluidas en la transferencia de electrones.

Restituir la fertilidad física, química, y biológica de los suelos es una necesidad imperiosa de nuestro tiempo, que se acentúa a la luz de los efectos reales del cambio climático asociado al incremento de la concentración de CO_2 y la temperatura, así como a la distribución desigual de las precipitaciones, que generan sequía prolongada. Las interacciones múltiples y complejas entre estos factores están modificando el funcionamiento de las plantas (fisiología y fenología), el cual sólo empieza a conocerse. Ante este escenario no es posible continuar pensando en el uso excesivo, abusivo e indiscriminado de la fertilización mineral, altamente contaminante de los suelos, el agua y la atmósfera, sobre todo porque está demostrado que la eficiencia con que las plantas utilizan los fertilizantes sintéticos es muy baja, y ha caído drásticamente desde su introducción en la agricultura (de un 80% en 1960 al 30% en el 2000 en el caso de los cereales), calculándose que sólo el 17 % de los fertilizantes nitrogenados producidos en 2005 fueron asimilados por los cultivos.

Ante estos desafíos, el conocimiento existente sobre la fisiología de la nutrición mineral es la base teórica para que productores, técnicos, profesionales e investigadores impulsen todas las prácticas y alternativas existentes y conocidas (denominadas indistintamente agroecológicas, ecológicas, biológicas u orgánicas), algunas de ellas conocidas desde los inicios del surgimiento de la agricultura, que demuestran que es posible restituir la fertilidad integral de los suelos y que las plantas crezcan, se desarrollen y produzcan los alimentos demandados por la humanidad, atenuando a la vez los dañinos efectos de la fertilización mineral indiscriminada.

3.22. Glosario

Agricultura orgánica: Sistema de producción agrícola basado en el uso mínimo de recursos no renovables y la no utilización de productos de síntesis química, que se propone la obtención de productos sanos protegiendo a la vez la biodiversidad y el estado de la naturaleza.

Rizosfera: Parte del suelo ocupada por las raíces de las plantas, en la cual ocurre una interacción entre las raíces, el agua y los componentes (biótico y abiótico) del suelo.

Quelatos: Complejo formado por la unión entre un metal y un compuesto que posee dos ligandos potenciales. El metal queda situado en el centro del quelato, y el compuesto así formado es químicamente muy estable.

Fotorrespiración: Proceso que ocurre en presencia de luz, por la doble afinidad que poseen los centros activos de la ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa oxidasa por el oxígeno y el dióxido de carbono. En condiciones de luz, una parte importante de la actividad de esta enzima no se encamina a la fijación del CO_2 sino a la captación de O_2, lo que representa una potencial pérdida de energía para la planta al reducirse la capacidad fotosintética.

3.23. Solucionario

1. Un elemento se considera esencial cuando la planta lo requiere en cierta concentración para completar su ciclo de vida, lo cual está determinado porque forma parte de su estructura física o participa en alguna función metabólica cuya perturbación provoca que el vegetal no pueda concluir satisfactoriamente su ciclo de crecimiento y desarrollo.

2. La mayor parte de la absorción de nutrientes minerales se produce desde el suelo por las raíces, Posteriormente viajan a través del apoplasto o el simplasto hacia el xilema, y son transportados entonces a las diversas partes de la planta. Otra parte de la absorción (gases como el oxígeno y el dióxido de carbono) ocurre a través de las hojas. Finalmente, las acuaporinas permiten el paso de agua en la que pueden estar disueltos gases como el dióxido de carbono y metaloides como los ácidos bórico y silícico. Los nutrientes pueden entrar de forma activa (a expensas del consumo de ATP) a través de transportadores, canales y bombas, o de forma pasiva cuando no se consume energía en el proceso.

3. En general, los macroelementos se absorben y utilizan en cantidades mucho mayores que los microelementos (estos últimos pueden aparecer incluso como trazas en el vegetal). En cuanto a sus funciones, los macroelementos participan en procesos importantes del crecimiento y el desarrollo, como constituyentes de moléculas que son mayoritarias en las plantas (como el Mg en la clorofila, o el N y el S en las proteínas), o en la composición de tejidos (como el Ca). La función de los microelementos, dada la pequeña cantidad en que son absorbidos por la planta, está más vinculada a procesos muy puntuales como algunas reacciones metabólicas en las que actúan como activadores o coenzimas.

4. El cambio climático (incremento de la concentración de CO_2 y la temperatura, distribución desigual de las precipitaciones, sequía prolongada) está modificando el funcionamiento de las plantas. Los fertilizantes químicos sintéticos son agentes contaminantes en los suelos, el agua y la atmósfera, y en cambio las plantas los utilizan con baja eficiencia. Ante esta situación -que puede agravarse en el futuro inmediato- la alternativa basada en los conocimientos existentes sobre Fisiología Vegetal es el empleo de fertilizantes orgánicos, que permitan restituir la fertilidad integral de los suelos y continuar produciendo los los alimentos demandados por la humanidad, atenuando los dañinos efectos de la fertilización mineral indiscriminada.

Índice de tablas y figuras

Tablas

2.1. Capacidad de retención hídrica de los suelos en dependencia de la textura……..**59**
2.2. Valores medios de Capacidad de Campo, Punto de Marchitez Permanente y Humedad Aprovechable (en %) para suelos de distintas texturas, considerando una proporción normal y homogénea de materia orgánica…….**61**
2.3. Efectos de la disponibilidad de agua y fertilidad en NPK sobre el contenido total y formas relativas de agua en tejido foliar en especies de Citrus durante la fase de vivero…….**71**
2.4. Efectos de la variedad, portainjerto, fenofase y el clima sobre el contenido de agua y sus formas en el tejido foliar de los árboles de cítricos…….**72**
2.5. Incidencia del Blight sobre indicadores hídricos al nivel foliar en árboles de naranja valencia con grados de declinación 1 y 2…….**73**
2.6. Valores del Potencial Osmótico (MPa) para diferentes tipos de plantas…….**77**
2.7. Cambios que experimentan el Ψ, Ψ_s, Ψ_p y el volumen celular para diferentes niveles de hidratación…….**79**
2.8. Valores medios del potencial hídrico en las primeras horas de la mañana en árboles cítricos sobre diferentes portainjertos…….**80**
2.9. Profundidad efectiva de raíces en diferentes cultivos en la región de Chile…….**88**
2.10. Efecto de la temperatura en la concentración de vapor de agua en las hojas y atmósfera y gradiente de concentración de vapor desde de la hoja al aire para humedad relativa constante del 60%.....**105**
2.11. Valores para la transpiración estomatal y cuticular en especies de Citrus en fase de vivero…….**109**
2.12. Variación diurna de la Intensidad de Transpiración en cítricos (g dm-2 h^{-1})…….**111**
2.13. Valores del coeficiente de transpiración en diferentes especies de plantas…….**116**
2.14. Valores del coeficiente de transpiración en dependencia de la fertilidad del suelo…….**116**
2.15. Efectos de la fertilización suplementaria con NPK en la transpiración, la fotosíntesis y la eficiencia del uso del agua en posturas de *Citrus* creciendo en humedad del 60 % de la capacidad máxima de retención…….**117**
2.16. Acción de la fertilización nitrogenada sobre el coeficiente de transpiración…….**118**
2.17. Valores del coeficiente de transpiración en más de 37 especies forestales en relación a la humedad del suelo…….**118**
2.18. Influencia de la humedad del suelo en la eficiencia del uso del agua en las posturas de Citrus…….**118**
2.19. Valores de potencial hídrico atmosférico a la temperatura de 20ºC en función de la humedad relativa…….**121**
2.20. Variación del déficit hídrico (%) en las zonas de las hojas de especies de cítricos..... **128**
2.21. Valores diurnos del déficit hídrico en hojas de especies de *Citrus*…….**128**
2.22. Efecto de la disponibilidad de agua y el déficit hídrico sobre el crecimiento en posturas de *Citrus* durante la fase de vivero…….**133**
2.23. Efectos del déficit hídrico sobre las dimensiones de las hojas y el incremento del área foliar en posturas de *Citrus*…….**123**
3.1. Contenido mineral de los diferentes órganos de las plantas expresado como % de masa seca de cenizas…….**157**
3.2. Contenido mineral en los granos de diferentes plantas expresado como % de masa seca de cenizas…….**157**
3.3. Relación de los elementos minerales esenciales en las plantas superiores, sus concentraciones medias (masa seca de las partes aéreas), autores que demostraron su esencialidad y año del descubrimiento…….**159**
3.4. Relación de los elementos minerales esenciales, sus símbolos químicos, pesos atómicos, formas en que son absorbidos, diferentes maneras de clasificación y concentración media en que son requeridos…….**161**
3.5. Intervalo de suficiencia de la concentración de microelementos en tejidos vegetales en distintos tipos de plantas…….**162**
3.6. Clasificación de los elementos minerales sobre los fundamentos de su movilidad en la planta y la tendencia a transportarse durante deficiencias internas…….**163**
3.7. Clasificación de los elementos minerales según su función bioquímica…….**165**
3.8. Clasificación de los elementos minerales esenciales según las funciones bioquímicas y fisiológicas que cumplen…….**166**
3.9. Cambios en la concentración iónica de la solución nutritiva y en la presión de la savia radicular de plantas de maíz y habichuela…….**176**
3.10. Efecto del pH y la fuente de nitrógeno en solución nutritiva sobre la tasa de asimilación del CO_2 y de la transpiración para plantas de pepino…….**195**
3.11. Efectos del incremento del suministro nitrogenado como NH_4NO_3 sobre las hojas de arroz.....**196**
3.12. Efecto de la deficiencia de azufre sobre la composición de la hoja de tomate…….**200**
3.13. Efecto de la concentración de sulfato en la solución nutritiva sobre el peso seco de la planta y el contenido de azufre y nitrógeno en hojas de algodón…….**200**
3.14. Formas de fósforo y concentración (mg.100g^{-1} masa fresca) en diferentes tejidos de caña de azúcar…….**202**
3.15. Cambios en las fracciones fosfóricas durante la germinación de las semillas de arroz…….**204**
3.16. Efectos del suministro de fósforo sobre varios indicadores del crecimiento, el contenido fosfórico y de carbohidratos en las plantas de soya…….**204**

3.17. Efectos de la deficiencia de fósforo sobre varios indicadores del crecimiento, el contenido fosfórico y de carbohidratos en las plantas de soya…… **205**
3.18. Efectos del potasio en la incorporación del ^{14}C en la leucina de la RuBP carboxilasa en las hojas de plantas de alfalfa deficientes en K (incubación durante 20 h con luz)…..... **207**
3.19. Relación entre el contenido de K^+ en las hojas; el intercambio de CO_2 y la actividad RuBP carboxilasa en alfalfa…… **207**
3.20. Efectos del estado nutricional potásico de las plantas de caña de azúcar sobre la translocación de productos fotosintéticos marcados con ^{14}C…….. **208**
3.21. Efectos del K^+ y el ácido giberélico (AG) sobre la altura de la planta y la concentración de azúcares y K^+ en los vástagos de girasol……. **209**
3.22. Función del K^+ y el Cl^- en el funcionamiento del estoma y las características en las células guardas de las hojas de frijol haba…….. **210**
3.23. Relación entre la fertilización potásica, los rendimientos en tubérculos, el contenido foliar de K+ y porcentaje de hojas dañadas por heladas…… **211**
3.24. La deficiencia de Mg induce cambios en los pigmentos y la materia seca de las hojas en plantas de colza……... **212**
3.25. Efecto de la deficiencia de Mg y P sobre el contenido de materia seca y carbohidratos en hojas, tallos y raíz de frijol……. **212**
3.26. Efecto de la deficiencia de Mg sobre el contenido de clorofila, antioxidantes y la actividad de las enzimas antioxidantes de radical de O_3 y H_2O_2 en las hojas primarias del frijol…… **213**
3.27. Requerimientos de Mg^{+2} para la incorporación de la 14C-leucina en la fracción proteica de cloroplastos aislados…….. **213**
3.28. Efecto de los cationes Mg^{2+} y Ca^{2+} en el medio de incubación sobre la fotofosforilación en cloroplastos aislados de chícharo…….. **215**
3.29. Efecto de la concentración de calcio (Ca^{2+} libre) sobre la actividad de la enzima fructosa-1, 6-bisfosfato en el citoplasma de hojas de espinaca……... **216**
3.30. Relación entre el suministro de calcio y la proporción del total de calcio en varias formas combinadas en plantas jóvenes de remolacha azucarera……. **217**
3.31. Contenido y forma ligada de Ca en las agujas de un año de edad del abeto noruego para dos condiciones de suelos…… **217**
3.32. Efecto del Ca sobre la hidrólisis de los pectatos sódicos por la poligalacturonasa…… **218**
3.33. Efecto de la concentración de Ca^{+2} en la solución nutritiva sobre la tasa de crecimiento relativo y el contenido de Ca^{+2} en los vástagos…….. **219**
3.34. Efectos de la concentración de Ca^{+2} y el pH de la solución sobre la tasa relativa de crecimiento de raíces seminales de soya……. **220**

Figuras

2.1. Relación entre la productividad y la precipitación anual…… **56**
2.2. Potenciales mátricos de un suelo arenoso y otro arcilloso en función del contenido hídrico del suelo…… …. **60**
2.3. Representación de acuaporina al nivel de la membrana plasmalema……. **84**
2.4. Representación del movimiento del agua en la raíz en las rutas simplástica y transmembranal y la apoplástica…… **86**
2.5. Representación de la variación diaria del ψ en el suelo, la raíz y la hoja a través de los días…… ……. **91**
2.6. Complejo estomático para plantas dicotiledóneas y monocotiledóneas……. **93**
2.7. Resumen del movimiento de iones y el metabolismo de las células oclusivas durante la apertura y cierre estomático dependiente de K…… **97**
2.8. Comportamiento diario de los cambios en la abertura estomática y en el contenido en potasio y sacarosa de células oclusivas pertenecientes a hojas intactas de *Vicia faba*…… **100**
2.9. Cambios en la apertura estomática del envés de la hoja de *Vicia faba* y en la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (PAR) incidente a nivel de hoja…… **103**
2.10. Relación entre el flujo de transpiración y la apertura estomática en condiciones de aire en reposo y aire en movimiento……. **106**
2.11. Factores y relaciones entre procesos que influyen sobre la transpiración y la absorción de agua por las plantas…… **120**
2.12. Potencial hídrico en el sistema suelo-planta-atmósfera…… **125**
2.13. Valores para el potencial hídrico y sus componentes en el sistema suelo-planta-atmósfera para un árbol de 20 metros de altura……. **126**
2.14. Relación entre la absorción de agua y transpiración en el fresno (*Fraxinus angustifolia*)……..... **127**
2.15. Sensibilidad de procesos o parámetros vegetales a los déficits hídricos…….. **130**

2.16. Cambios fisiológicos producidos por deshidratación…….. **131**
2.17. Relación entre el rendimiento del maíz y el número de días con agua disponible para el crecimiento…… **132**
3.1. Las plantas superiores presentan dos grandes superficies, que son como una imagen una de otra, ligadas por un sistema de vasos conductores para la comunicación entre ell as…… **171**
3.2. Representación del movimiento iónico desde la solución del suelo hasta el xilema por las vías del apoplasto y el simplasto…….. **173**
3.3. Resumen de los modos de acción de las proteínas de transporte en las membranas……. **179**
3.4. Mecanismo de actuación de los transportadores…… **180**
3.5. Mecanismo de funcionamiento de los canales iónicos…….. **181**
3.6. Bomba electrogénica de protones de hidrógeno ATPasa a nivel de la membrana vacuolar……..... **183**
3.7. Transportadores de solutos antiporte, simporte, bombas y canales en las membranas plasmalema y tonoplasto…….. **185**
3.8. Mecanismo de absorción de nitrato y amonio en el plasmalema……. **188**
3.9. Consumo de ATP en el proceso de reducción del NO_3 y NH_4 al nivel de célula del mesófilo y cloroplasto……... **191**
3.10. Formación del amonio y su asimilación…….. **194**
3.11. Representación ampliada de plasmodesmo al nivel de membrana celular…….. **226**
3.12. Representación de los nutrientes minerales desde su absorción, translocación en el xilema, distribución entre las partes aéreas y la raíz……. **228**

El primer volumen del libro de Fisiología Vegetal está dedicado a la Fisiología de las Relaciones Hídricas y de la Nutrición Mineral en las plantas superiores. Con un enfoque agronómico y ambiental, está dirigido principalmente al proceso formativo de los estudiantes de las carreras universitarias de Ingeniería Agronómica, Ingeniería Agrícola y otras afines. El nivel de información básica y actualizada que proporciona la obra es pertinente para que también sea de utilidad en los programas de cuarto nivel y otros cursos cortos de Fisiología Vegetal, y pueda servir como libro de consulta para los profesionales agrícolas que se desempeñan en la producción y la investigación.

Los autores han puesto especial atención a los aspectos pedagógicos y didácticos para garantizar el aprendizaje en los temas referidos al agua y la nutrición mineral, los dos factores limitantes de los rendimientos en la agricultura. El eje que une a estos temas son los procesos de la absorción, el transporte y las funciones del agua y los nutrientes minerales en las plantas en interacción con su entorno.

C

Ciencias de la vida