

# **Regulación de la hidratación y la turgencia foliares por mecanismos evitadores del estrés, y resistencia a déficit hídrico en vid**

## **Modelo *vs.* experimentos**



Hernán Félix Vila

Tesis presentada para cumplir con los requerimientos del grado de Doctor en Biología, con mención en Fisiología Vegetal, del programa de posgrado en biología Probiol, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina

Director: Profesor Ms. Sc. Bruno Cavagnaro - Codirector: Dr. Jorge Perez Peña

Comité tutorial: Dr. Luis Aguirrezabal y Dr. Victor Sadras

2011

*« La filosofia è scritta in questo grandissimo libro che continuamente ci sta aperto innanzi a  
gli occhi (io dico l'universo), ma non si può intendere se prima non s'impara a intender la  
lingua, e conoscer i caratteri, ne' quali è scritto.*

*Egli è scritto in lingua matematica, e i caratteri son triangoli, cerchi, ed altre figure  
geometriche, senza i quali mezzi è impossibile a intenderne umanamente parola; senza questi è  
un aggirarsi vanamente per un oscuro laberinto. »*

*(Galileo Galilei, Il Saggiatore)*

*Le dedico este trabajo a mi esposa Silvia, cuyo amor es mi sostén permanente*

# **Regulación de la hidratación y la turgencia foliares por mecanismos evitadores del estrés, y resistencia a déficit hídrico en vid. Modelo vs. experimentos**

## **Resumen**

El transporte del agua en las plantas es impulsado por diferencias de energía libre entre el suelo y la atmósfera, y está regulado por mecanismos biológicos evitadores, como el cierre estomático. La hidratación y la turgencia foliares resultan del equilibrio entre  $\Psi_L$  del apoplasto, el potencial osmótico del simplasto y la elasticidad de los tejidos. Sobre esta base se conjeturó que las interacciones de los mecanismos evitadores del estrés hídrico de la planta tienen un rol clave en la definición de su resistencia a déficit hídrico. Para probar esta hipótesis se construyó un modelo mecanístico basado en las leyes del flujo de savia de Van de Honert, de difusión de Fick, de elasticidad de Hooke, la ecuación de Gardner para el flujo del agua en la rizósfera y el modelo de conductancia estomática ( $g_s$ ) de Buckley. Mediante el modelo se demostró teóricamente que la hidratación y la turgencia foliares dependen de la oferta de agua edáfica (representada por el potencial hídrico del suelo) y de la demanda evaporativa de la atmósfera (representada por la radiación absorbida, la temperatura del aire, la velocidad del viento y el déficit de presión de vapor de la atmósfera). También que los mecanismos evitadores del estrés hídrico –*i.e.*, conductancia hidráulica de la planta, conductancia estomática, elasticidad del tejido y potencial osmótico a turgencia máxima– son todos necesarios para determinar la hidratación y la turgencia foliares. El modelo también demostró que la conductancia hidráulica suelo-hoja ( $k_L$ ) depende de la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW) con un patrón de decaimiento sigmoide, a medida que el suelo se seca. Esto implica que las variables que dependen en parte de  $k_L$  (*i.e.*,  $g_s$ , transpiración, fotosíntesis y superficie foliar) también dependen de FTSW con el mismo patrón. El modelo

se probó experimentalmente a distintos niveles de humedad edáfica (desde déficit hídrico nulo, hasta severo) en cinco variedades de vid y mostró un poder predictivo superior al 90%. En todas las variedades las  $g_s$  se asociaron linealmente con las  $k_L$  observadas, al considerar todas las situaciones de déficit hídrico en conjunto, si bien la pendiente de estas relaciones fueron distintas en cada variedad. La contrastación experimental mostró que, en una escala de tiempo de varios meses, las variedades más evitadoras –*i.e.*, Grenache y Cereza– mantuvieron mayor  $k_L$ , ajuste osmótico y rigidez de los tejidos y una menor pendiente de la relación de  $g_s$  vs.  $k_L$ , que las variedades menos evitadoras –*i.e.*, Malbec y Syrah–. La menor pendiente de la relación entre  $g_s$  y  $k_L$ , en las variedades más evitadoras, estuvo asociada a una mayor cantidad de estomas, en relación con la cantidad de células epidérmicas. Las variedades más evitadoras bajo déficit hídrico moderado –*i.e.*, con una fracción de agua edáfica transpirable entre 0,6 y 0,4– tuvieron mayor superficie foliar y produjeron más biomasa, favoreciendo raíces profundas y densas, y ahorrando agua. Chardonnay mantuvo una alta hidratación y turgencia a expensas de un alto gasto de agua debido a que privilegiaba una alta  $k_L$  por sobre el ajuste estomático, por lo que no podría considerarse en forma estricta como muy evitadora.

# **Leaf hydration and turgor regulated by stress avoidant mechanisms and grapevine resistance to water deficit. Model vs. Experiments.**

## **Summary**

Water transport in plants is driven by the free energy difference between soil and atmosphere, and regulated by biological avoidance mechanisms like stomatal closure. Leaf hydration and turgor depend on the equilibrium between apoplastic  $\Psi_L$ , symplastic osmotic potential and tissue elasticity. Based on these considerations, it was hypothesized that interactions between plant water stress avoidance mechanisms play a key role on the plant resistance to water deficit. To demonstrate this, a mechanistic model based on the equations of Van de Honert (for sap flow), Fick (for transpiration), Hooke (for elasticity), Gardner (for soil water flux), and Buckley (for stomatal adjustment), was constructed. Using the model it was theoretically shown that leaf hydration and turgor depended on soil water supply (represented by the water potential of the soil) and on atmospheric evaporative demand (represented by the values of absorbed radiation, air temperature, wind speed and vapor pressure deficit). The model also showed that the avoidance mechanisms [plant hydraulic conductance ( $k_L$ ), stomatal conductance ( $g_s$ ), tissue elasticity and osmotic potential at full turgor ( $\Psi_{\Pi 100}$ )] are all necessary to define leaf hydration and turgor. It also demonstrated that the soil to leaf  $k_L$  depends on the fraction of transpirable soil water (FTSW) with a sigmoid pattern as the soil dries, similar to the variables that depend on  $k_L$  (*i.e.*,  $g_s$ , plant transpiration, photosynthesis, and leaf area). The model was experimentally evaluated at different soil moisture levels (from null to severe water deficit) on five grapevine varieties, and it showed a predictive power above 90%. Observed  $g_s$  values were linearly associated with  $k_L$  ones in all varieties, considering all levels of water deficit together. Even though, the slope of these relationships was different for each variety.

The experiment showed that, on a several months time scale, the more avoidant varieties –*i.e.*, Grenache and Cereza– kept a higher  $k_L$ , a lower slope of the relation between  $g_s$  and  $k_L$ , a lower  $\Psi_{\pi 100}$  and more rigid tissues, than the less avoidant varieties –*i.e.*, Malbec and Syrah–. The lower slope of the relation between  $g_s$  and  $k_L$  was associated with the higher number of stomata in relation to the number of epidermal cells in the more avoidant varieties. More avoidant varieties produced higher leaf area and biomass under mild water deficit –*i.e.*, FTSW between 0.6 and 0.4–, had deeper roots and saved irrigation water. In spite of Chardonnay achieving high leaf hydration and turgor at the expense of a high water use, it favored a high  $k_L$  over an accurate osmotic adjustment and therefore cannot be considered *sensu stricto* a very avoidant variety.

# Agradecimientos

Deseo expresar mi sincero agradecimiento a mi director el Profesor Bruno Cavagnaro y a mi codirector el Dr. Jorge Perez Peña que me guiaron durante todo el transcurso de la carrera. También a Victor Sadras y a Luis Aguirrezabal que formaron parte de mi comité tutorial.

También deseo reconocer especialmente a Claudia Lucero, a Inés Hugalde, a Marina Di Filippo, a Dante Gamboa, a Rodolfo Martos y a Angel De Biazi, del Laboratorio de Viticultura del INTA Mendoza; y a Rosana Vallone y a Oscar Guarise, del Laboratorio de Suelos del INTA Mendoza, que me ayudaron desinteresadamente a realizar mis mediciones de campo y laboratorio; a Markus Keller, a Carla Giordano y a Jorge Prieto que revisaron partes del manuscrito; y a mi hija Analía Vila que me asistió con sus conocimientos matemáticos.

Desde un punto de vista muy personal deseo agradecer a mi esposa Silvia y a mis hijas Paula y Analía –a quien debo nombrar de nuevo– que me sostuvieron afectivamente durante el largo proceso que abarcó mi carrera doctoral. También al director del INTA Mendoza José Gudigno que me apoyó en todo momento.

Y, a costa de repetir algunos nombres, deseo agradecer especialmente a Bruno Cavagnaro, a Jorge Perez Peña, a Victor Sadras, a Luis Aguirrezabal, a Roberto Borgo, a Markus Keller, a Sergio Bramardi, a Luis Marone y a Inés Hugalde que me hicieron pensar.

Por último deseo agradecer al INTA y a sus autoridades por financiar mis estudios, poner a disposición los equipos de campo y laboratorio que necesité, e instalar un invernáculo para que pudiera realizar mis experimentos; y a la carrera Probiol de la Universidad Nacional de Cuyo por proporcionar mi formación académica.

# Lista de símbolos y unidades

$a$ {cm}	Radio de la raíz
$A$ {cm <sup>2</sup> }	Superficie
$A$ { $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ }	Tasa de fotosíntesis neta
$A_{\text{max}}$ { $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ }	Tasa de fotosíntesis neta máxima
$A_{\text{planta}}$ { $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ }	Tasa de fotosíntesis neta de la planta entera
$b$	Pendiente de la curva de capacidad hídrica edáfica
$b$ {cm}	Semidistancia entre dos raíces
$B_{\text{gs}}$	Pendiente de la relación $g_s$ vs. $k_L$
$C$ {g}	Biomasa
$C$ {mol dm <sup>-3</sup> }	Concentración osmolal de una solución
$C_a$	Concentración molar relativa de agua en el apoplasto
$C_{\text{Aer}}$ {g}	Biomasa aérea (tallos + hojas)
$c_p$ {J mmol <sup>-1</sup> C <sup>-1</sup> }	Calor específico del aire a una determinada presión
$C_{\text{Raíz}}$ {g}	Biomasa radical
$C_s$	Concentración molar relativa de agua en el simplasto
$d$ {cm}	Profundidad de la raíz
$D$ {hPa}	Déficit de presión de vapor de la atmósfera a la temperatura de la hoja
$D_b$ {hPa}	Déficit de presión de vapor en la capa límite a la temperatura de la hoja
$E$ {mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> }	Tasa de transpiración



$e_a$ {hPa}	Presión de vapor de la atmósfera
$ED$ {células/mm <sup>2</sup> }	Densidad de células epidérmicas
$e_L$ {hPa}	Presión de vapor dentro de la hoja
$E_{\text{planta}}$ {mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> }	Tasa de transpiración de la planta entera
$e_{s(Ta)}$ {hPa}	Presión de vapor saturado a la temperatura del aire
$e_{s(TL)}$ {hPa}	Presión de vapor saturado a la temperatura de la hoja
$F_{\text{axial}}$ {cm <sup>3</sup> s <sup>-1</sup> }	Flujo axial de agua en la raíz
$f_g$	Fracción de la transpiración foliar correspondiente a las células oclusivas
$Fit$	Cantidad de fitómeros
$F_m$ {cm <sup>3</sup> s <sup>-1</sup> }	Flujo masivo de agua en la raíz
$F_{\text{tallo}}$ {cm <sup>3</sup> s <sup>-1</sup> }	Flujo de agua en el tallo
$FTSW$	Fracción de agua edáfica transpirable
$g_b$ {mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> }	Conductancia de la capa límite al vapor
$g_h$ {mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> }	Conductancia hidráulica del tramo suelo-hoja en unidades de vapor
$g_{Ha}$ {mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> }	Conductancia de la capa límite al calor
$g_{Hr}$ {mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> }	Suma de las conductancias de la capa límite y radiativa
$g_r$ {mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> }	Conductancia radiativa
$g_s$ {mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> }	Conductancia estomática
$g_v$ {mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> }	Conductancia del vapor
$HR$	Humedad relativa
$H_{\text{radial}}$ {cm <sup>3</sup> s <sup>-1</sup> MPa <sup>-1</sup> }	Conductancia hidráulica de la raíz
$J_v$ {cm <sup>3</sup> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> }	Densidad de flujo de agua en la raíz

$J_W$ { $\text{cm}^3 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ }	Flujo de savia xilemática
$K$ { $\text{cm d}^{-1}$ ; $\text{cm}^2 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ }	Conductividad hidráulica del suelo insaturado
$k_{\text{axial}}$ { $\text{cm}^3 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ }	Conductancia radical axial
$K_H$ { $\text{cm}^3 \text{ cm}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ }	Conductividad hidráulica del tallo (o cualquier otro órgano)
$k_H$ { $\text{mmol s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ }	Conductancia hidráulica
$k_L$ { $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ }	Conductancia hidráulica específica
$k_{L\text{Planta}}$ { $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ }	Conductancia hidráulica específica de la planta
$k_{L\text{Suelo}}$ { $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ }	Conductancia hidráulica específica del tramo suelo-raíz
$k_{\text{radial}}$ { $\text{cm}^3 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ }	Conductancia hidráulica radial de la raíz
$K_{\text{sat}}$ { $\text{cm d}^{-1}$ ; $\text{cm}^2 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ }	Conductividad hidráulica del suelo saturado
$L$ { $\text{cm}$ }	Longitud
$LA$ { $\text{m}^2$ }	Área foliar
$LAI$ { $\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$ }	Índice de área foliar
$L_{\text{Brote}}$ { $\text{cm}$ }	Longitud del brote
$L_L$ { $\text{cm}$ }	Longitud de la hoja
$L_{\text{pr}}$ { $\text{cm}^3 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ }	Conductancia hidráulica radial específica de la raíz
$L_r$ { $\text{cm}$ }	Longitud de las raíces
$L_{\nu\text{Raíz}}$ { $\text{cm cm}^{-3}$ }	Densidad de raíces
$n$ { $\text{mol}$ }	Cantidad de solutos
$M$	Ventaja mecánica de la epidermis
$N_{\text{Cell}}$	Cantidad de células epidérmicas
$P_a$ { $\text{hPa}$ }	Presión atmosférica
$q$ { $\text{cm}^3 \text{ cm}^{-1} \text{ s}^{-1}$ }	Flujo radial de agua edáfica por unidad de longitud de raíz
$R$ { $\text{dm}^3 \text{ MPa mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ }	Constante universal de los gases ( $0,00831 \text{ dm}^3 \text{ MPa mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ )

$r$ {mmol <sup>-1</sup> s MPa}	Resistencia hidráulica
$r$ {cm}	Radio
$R_{\text{abs}}$ {W m <sup>-2</sup> }	Radiación absorbida de onda corta y larga
$r_g$ {mmol <sup>-1</sup> m <sup>2</sup> s MPa}	Resistencia hidráulica específica de las células oclusivas
$r_h$ { m <sup>-2</sup> s }	Resistencia al flujo calórico
RSWC	Contenido relativo de agua simplástica de la hoja
RSWC <sub>0</sub>	Contenido relativo de agua simplástica de la hoja a turgencia 0
RSWL	Pérdida relativa de agua simplástica
RWC	Contenido relativo de agua
SD {células/mm <sup>2</sup> }	Densidad estomática
SI	Índice estomático
SLA {cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> }	Superficie foliar específica
SPAC	Contínuo suelo planta atmósfera
$T_a$ {C}	Temperatura Celsius del aire
$T_L$ {C}	Temperatura de la hoja
$T_a$ {K}	Temperatura Kelvin del aire
$u$ {m s <sup>-1</sup> }	Velocidad del viento
$V_w$ {m <sup>3</sup> mol <sup>-1</sup> }	Volumen molar parcial del agua {18 · 10 <sup>-6</sup> m <sup>3</sup> mol <sup>-1</sup> }
$W_0$	Contenido relativo de agua apoplástica de la hoja
$W_{\text{Cell}}$ {μm}	Ancho de las células epidermicas
$W_L$ {m}	Ancho de la hoja
WU {kg}	Uso de agua
WUE {g kg <sup>-1</sup> }	Eficiencia de uso de agua para producir biomasa
$\beta$ {cm}	Semidistancia entre raíces

$\chi$ {mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> MPa <sup>-1</sup> }	Factor de escala turgencia-conductancia estomática en el modelos de Buckley, Mott y Farquhar (2003)
$\delta_{\text{Atm}}$	Potencial agua de la atmósfera en unidades de vapor
$\delta_{\text{Suelo}}$	Potencial agua del suelo en unidades de vapor
$\Delta$ {hPa C <sup>-1</sup> }	Pendiente de la función de presión de vapor saturado con respecto a la temperatura
$\Delta\Psi$ {MPa}	Fuerza impulsora del agua
$\Delta q$	Fuerza impulsora de la transpiración ( <i>i.e.</i> , diferencia entre la presión parcial de vapor del aire y la del vapor saturado a la temperatura $T_L$ )
$\Delta q'$	Fuerza impulsora de la transpiración ( <i>i.e.</i> , diferencia entre la presión parcial de vapor del aire en la capa límite y la del vapor saturado a la temperatura $T_L$ )
$\varepsilon$ {MPa}	Módulo global de elasticidad del tejido foliar
$\epsilon_s$	Emisividad de la superficie foliar
$\emptyset$ {J m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> }	Flujo neto de calor absorbido por la hoja
$\gamma$ {C <sup>-1</sup> }	Constante psicrométrica termodinámica ( $c_p/\lambda$ )
$\eta$ {MPa s}	Viscosidad del agua MPa s
$\gamma^*$ {C <sup>-1</sup> }	Constante psicrométrica aparente
$\phi$ {mmol m <sup>-2</sup> d s <sup>-1</sup> MPa <sup>-1</sup> }	Factor de conversión de unidades, equivalente a 64300
$\lambda$ {J mol <sup>-1</sup> }	Calor latente de vaporización del agua
$\mu_w$ {kJ mol <sup>-1</sup> }	Potencial químico del agua
$\mu_w^*$ {kJ mol <sup>-1</sup> }	Energía química del agua pura a la presión atmosférica
$\theta$ {g g <sup>-1</sup> }	Humedad del suelo

$\theta_0 \{g\ g^{-1}\}$	Humedad del suelo por debajo de la cual la planta transpira menos que el 10% de E máxima
$\theta_{Max} \{g\ g^{-1}\}$	Humedad del suelo a capacidad de campo
$\theta_{Sat} \{g\ g^{-1}\}$	Humedad del suelo a saturación
$\sigma$	Coefficiente de reflexión de una membrana semipermeable
$\sigma \{W\ m^{-2}\ K^4\}$	Constante de Stefan-Boltzman
$\Psi \{MPa\}$	Potencial hídrico
$\Psi_a \{MPa\}$	Potencial hídrico de la atmósfera
$\Psi_L \{MPa\}$	Potencial hídrico de la hoja
$\Psi_p \{MPa\}$	Potencial de turgencia
$\Psi_{PD} \{MPa\}$	Potencial hídrico foliar en el preamanecer
$\Psi_{\Pi 100} \{MPa\}$	Potencial osmótico a turgencia máxima
$\Psi_{\pi} \{MPa\}$	Potencial osmótico foliar
$\Psi_{\pi g} \{MPa\}$	Potencial osmótico de las células oclusivas
$\Psi_{\pi e} \{MPa\}$	Potencial osmótico de la epidermis
$\Psi_r \{MPa\}$	Potencial hídrico de la superficie de las raíces
$\Psi_S \{MPa\}$	Potencial hídrico del suelo
$\Psi^*_S \{MPa\}$	Potencial hídrico del suelo saturado (se asume 0,01 MPa)

# Tabla de contenido

Resumen i

Leaf hydration and turgor regulated by stress avoidant mechanisms and grapevine resistance to water deficit. Model vs. Experiments. .... iii

Summary iii

Agradecimientos..... v

1 Introducción ..... 1

1.1 Motivaciones de la tesis. ¿Por qué estudiar el estrés hídrico en las plantas cultivadas? ... 1

1.2 ¿Qué oportunidades se pueden aprovechar desde el plano científico? ..... 4

1.3 Objetivos y plan general de la tesis ..... 7

2 El estrés hídrico en las plantas ..... 10

2.1 El estrés hídrico y sus efectos..... 10

2.2 La evitación y otros mecanismos de resistencia al déficit hídrico hídrico en las plantas 18

3 Qué se sabe y qué no, sobre el sistema de transporte y regulación hídrica de las plantas ... 25

3.1 La teoría coheso-tensiva del ascenso de la savia (flujos de savia y transpiración; el concepto de potencial hídrico; y las leyes de flujo de Van de Honert y de Fick) ..... 26

3.2 El modelo símil eléctrico de la conducción del agua en la planta..... 33

3.3 El funcionamiento hidráulico de la raíz y del tallo (rol de la endodermis en el flujo radial y del xilema en el axial, ley de Poiseuille, y disfunción del xilema) ..... 37

3.4 El mecanismo de ajuste estomático..... 48

3.4.1 La regulación osmótica de las células oclusivas ..... 48

3.4.2 El control de la conductancia estomática por el balance hídrico ..... 50

3.5	Cómo el balance energético determina la temperatura foliar.....	58
3.6	El ajuste osmótico y elástico como mecanismos que evitan la deshidratación celular y preservan la turgencia.....	61
3.6.1	Los ajustes osmótico y elástico, y su relación con el equilibrio hídrico apoplasto-simplasto.....	61
3.6.2	Relaciones entre turgencia, potencial osmótico, elasticidad y volumen de agua celular (la curva de presión-volumen y la ley de elasticidad de Hooke).....	64
3.7	Rol de la fracción de agua edáfica transpirable en la percepción del estrés.....	71
3.8	Fundamentación del problema a investigar y planteo de las hipótesis.....	73
4	Modelando el mecanismo de regulación hídrica foliar.....	76
4.1	Desarrollo de un modelo teórico que explica la regulación del contenido de agua simplástica y la turgencia foliares, por la interacción de los mecanismos evitadores del estrés hídrico.....	76
4.2	Demostración de la dependencia funcional entre la conductancia hidráulica suelo-planta ( $k_L$ ) y la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW).....	85
4.3	Demostración de la dependencia funcional de la conductancia estomática ( $g_s$ ) con respecto a la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW) y a la demanda evaporativa de la atmósfera (D).....	95
4.4	El significado de la relación entre la conductancia estomática ( $g_s$ ) e hidráulica suelo-hoja ( $k_L$ ).....	100
4.5	Integrando el modelo de regulación hídrica de las plantas.....	103
5	Puesta a prueba del modelo de regulación de hídrica foliar: Déficit hídrico edáfico vs. hidratación y turgencia en vid.....	109
5.1	Materiales y métodos.....	111
5.2	Resultados.....	117
5.2.1	Efectos observados del déficit hídrico sobre el estado hídrico de las plantas:.....	117

5.2.2	Qué tan bien, refleja la realidad el modelo.....	128
5.2.3	¿Cómo interactúan los mecanismos evitadores en la vid? ¿Qué explica el modelo?....	130
5.3	Discusión .....	138
6	Extendiendo el modelo de hidratación foliar a la planta entera: Déficit hídrico vs. crecimiento, producción de biomasa y eficiencia de uso del agua, en la vid .....	147
6.1	Materiales y métodos.....	151
6.2	Resultados .....	152
6.2.1	Efectos observados del déficit hídrico, sobre el crecimiento y el gasto de agua de las plantas:.....	152
6.2.2	Efectos del déficit hídrico, sobre el crecimiento y el gasto de agua de las plantas, simulados con el modelo: .....	162
6.2.3	Propuesta de dos índices empíricos para calificar el poder de evitación del estrés hídrico en variedades de vid.....	166
6.3	Discusión .....	168
	Conclusión.....	173
	Bibliografía.....	175
	Anexo 200	
A.1	Deducción del valor de la conductancia hidráulica de la planta ( $k_L$ ) dada en unidades de vapor ( $g_h$ ), y de la transpiración ( $E$ ) siguiendo el modelo de Cowan (1972) .....	200
A.2	Deducción del valor de conductancia estomática ( $g_s$ ) en el modelo de Buckley, Mott y Farquhar (Buckley <i>et al.</i> , 2003).....	202



# 1 Introducción

## 1.1 Motivaciones de la tesis. ¿Por qué estudiar el estrés hídrico en las plantas cultivadas?

El agua es el factor más importante entre los que restringen la productividad de los cultivos (Hsiao *et al.*, 2009). Las plantas deben transpirar para mantener la función fotosintética y la lluvia no está siempre disponible cuando se la necesita. En muchos sitios y en ciertas épocas del año se producen situaciones de déficit hídrico porque la evapotranspiración supera la disponibilidad hídrica edáfica. Esto limita la producción de alimentos en nuestro mundo, amenazado por la superpoblación y la pobreza. Las pérdidas de producción de maíz por sequía en zonas tropicales ascienden a 25 millones t anuales –equivalentes a 7.000 millones \$US – (Konstandini *et al.*, 2007). Las regiones que sufren déficit hídrico (con clima de subhúmedo seco a hiperárido), ocupan el 41% de la superficie terrestre del planeta y son el hogar de 2.000 millones de personas –casi un tercio de la población mundial– (Adeel *et al.*, 2005). Además albergan al 65% de los hogares rurales pobres del mundo, lo que significa que existe una asociación entre la sequía y la pobreza. Argentina, si bien es un reconocido exportador de alimentos gracias a la alta productividad de su zona pampeana húmeda, no escapa del todo a esta situación ya que dos tercios de su territorio sufren de aridez. Expertos mundiales creen que la superficie de tierras con déficit hídrico aumentará en el futuro, debido a procesos de contaminación, degradación ambiental y cambio climático, asociados con la actividad humana (Adeel *et al.*, 2005; IPCC, 2007a).

En muchos lugares el riego permite luchar contra la aridez aumentando la productividad agrícola. Esta práctica ha estado asociada a la cultura humana desde la antigüedad, pero limitada a determinadas zonas, pues el agua de riego siempre ha sido un recurso escaso. Se estima que en el año 2007 se regaban 277 millones ha –un 12% de la superficie cultivada mundial (FAO, 2010). En la actualidad, ésta superficie irrigada, además de ser escasa, se

encuentra amenazada (Godfray *et al.*, 2010). Por ejemplo, en muchas regiones de Latinoamérica se estima que la oferta de agua de riego disminuirá en los próximos 50 años debido a la creciente demanda para uso humano y a la mayor sequía por el cambio climático (IPCC, 2007a). Así, muchas zonas regadas con aguas de deshielo, como la región Centro-Oeste de Argentina, se verán reducidas por la desaparición de los glaciares (IPCC, 2007b).

La población mundial alcanzó en el año 2010 los 6.800 millones de personas y, aunque la tasa de crecimiento poblacional viene disminuyendo desde 1968 (Wikipedia, 2012), se espera que la población aún siga creciendo y que alcance los 9.100 millones de personas hacia 2050. Esto significa que, en los próximos cuarenta años, existirá la necesidad de alimentar a 2.000 millones de personas más, por lo que asegurar la provisión de alimentos será un desafío permanente (FAO, 2009; Godfray *et al.*, 2010).

El hambre del mundo no es un tópico nuevo. En los países superpoblados de Asia, la provisión alimentaria estuvo amenazada por siglos, ya que los ciclos de inundaciones y sequías causados por el clima monzónico variable producían hambrunas periódicas (Hazell y Wood, 2008). Recién en la década de 1970 la “revolución verde”, promovida por la mejora genética del trigo que produjo Norman Borlaug, permitió asegurar la provisión alimentaria a escala mundial, a pesar de que la población global arribaba ya a los 4.000 millones de personas (Evenson y Gollin, 2003). En los últimos 15 años la producción de granos transgénicos ayudó a mantener esta oferta mundial de alimentos en un nivel razonable, a pesar del aumento de la población mundial (Clive, 2009). En 2009, se cultivaban 134 millones ha con variedades transgénicas de soja, maíz, colza y algodón, con resistencia incorporada a plagas, enfermedades y herbicidas. En la soja el avance fue tan grande que las variedades transgénicas terminaron aportando dos terceras partes de la producción mundial –Argentina cultivó 21,3 millones ha, ocupando el tercer lugar en el mundo en este tipo de cultivos. A pesar de estos avances, la fragilidad del sistema se mantuvo latente, con periódicas hambrunas en África. Un ejemplo de esta inestabilidad ha sido la crisis alimentaria mundial que se produjo en 2007-2008, por el aumento del precio de los granos, que provocó disturbios en treinta países y la caída de dos gobiernos.

Hasta ahora, las revoluciones agrícolas que multiplicaron la producción de alimentos se basaron en el desarrollo de variedades más productivas –de cereales, algodón y oleaginosas–;

en el uso intensivo de insumos, como herbicidas y fertilizantes; y en la puesta en cultivo de nuevos terrenos en zonas no tan amenazadas por aridez. En el futuro, en cambio, será necesario asegurar la producción bajo condiciones mucho más limitantes, especialmente hídricas. Se estima que en los próximos 40 años, será necesario poner en cultivo 70 millones ha extras de tierras y es seguro que muchos de estos nuevos cultivos deberán ubicarse en zonas propensas a sequía, o con riego deficitario (FAO, 2009).

Será necesario encontrar los medios para mantener la productividad utilizando menos agua y, los científicos –en especial fisiólogos, fitomejoradores y biólogos moleculares– deberán sumarse rápidamente a este desafío (Godfray *et al.*, 2010). En palabras de los expertos mundiales de la FAO, “la agricultura en el siglo XXI se enfrenta a múltiples retos: tiene que producir más alimentos y fibras a fin de alimentar a una población creciente..., contribuir al desarrollo global de los numerosos países en desarrollo dependientes de la agricultura, adoptar métodos de producción más eficaces y sostenibles, y adaptarse al cambio climático” (FAO, 2010b).

En este contexto, los economistas agrarios consideran que el beneficio de contar con cereales resistentes a sequía, brindaría sustanciales beneficios a los productores y consumidores de países en desarrollo como Bangladesh, Etiopía, India, Indonesia, Kenia, Nigeria, Filipinas, y Sudáfrica, sobre todo al eliminar la variabilidad de las cosechas (Kostandini *et al.*, 2009).

Muchos grupos sociales y naciones que hoy necesitan básicamente cereales, en el futuro, a medida que se desarrollen, demandarán además carne, leche, hortalizas y fruta. Un síntoma de este cambio a escala global lo representa el aumento drástico en la demanda de carne observado en China, luego de dos décadas de fuerte crecimiento económico, y de la emergencia de una numerosa clase media –el consumo *per capita* pasó allí de 14,6 kg en 1980, a 54 kg en 2002 (FAO, 2010a)–. Las tendencias muestran que este proceso se profundizará en muchos países en desarrollo. Esto hace pensar que, en el futuro, también será necesario contar con hortalizas y frutales, que puedan ser cultivados bajo las condiciones de déficit hídrico esperables, y aún dar producciones cuantiosas y de alta calidad. La vid es un candidato interesante para focalizarse en estos objetivos, ya que de por sí es un cultivo plástico

y puede resistir el déficit hídrico<sup>1</sup>. Por ejemplo, es uno de los pocos cultivos frutales que puede producir cosechas económicas, en condiciones de secano, en las zonas más secas de la cuenca del Mediterráneo –con un déficit hídrico estacional cercano a 120 mm (Tonietto & Carbonneau, 2004). Por otro lado, cuando se cultiva bajo déficit hídrico regulado, se puede ahorrar hasta un 50% de agua, controlar el vigor, mantener la producción, y aumentar la calidad de los frutos para vinificar (Chaves *et al.*, 2007). La vid es una de las especies frutales leñosas que ha sido más exhaustivamente estudiada, conociéndose muchos de sus mecanismos fisiológicos y de respuesta al estrés hídrico, por lo que se la considera una planta modelo para estudios moleculares y fisiológicos (Lovisolo *et al.*, 2010). Además, es un cultivo intensivo y de gran valor –se estima que sólo a través del vino produce un ingreso global de 50.000 millones US\$ anuales (Wittwer y Anderson, 2009)–, y tiende a favorecer el asentamiento y el desarrollo de la población en el territorio rural. Esta ventaja no es menor, frente a los cambios sociales que se prevén en el mundo. Según expertos mundiales, nuestra sociedad se encamina a ser mayoritariamente urbana, relegando en las zonas rurales a los sectores más pobres (FAO, 2009). Por lo que, cultivos agroindustriales intensivos como la vid serán necesarios para generar ingresos, crear empleos y brindar medios de vida en el sector rural.

## 1.2 ¿Qué oportunidades se pueden aprovechar desde el plano científico?

Analizando históricamente lo sucedido con los planes de mejoramiento de granos, se puede ver que trabajando con unos pocos rasgos heredables, primero mediante mejoramiento mendeliano (*e.g.*, durante la “revolución verde”) y luego por ingeniería genética, se lograron avances muy importantes en productividad. Por ejemplo se logró mejorar la partición de biomasa en trigo y arroz, con variedades enanas, se explotó la heterosis en maíz, generando híbridos comerciales, y se trabajó sobre genes específicos de resistencia a insectos y herbicidas, en soja (Blum, 2005).

Comparativamente el esfuerzo realizado para generar variedades resistentes a sequía no ha obtenido resultados similares. Recién en el año 2011 se han presentado en el mercado de

---

<sup>1</sup> No obstante, es importante entender que la vid difícilmente será cultivada con la finalidad de solucionar el hambre mundial en el contexto de una población en crecimiento, ya que más bien es un cultivo representativo de sociedades ricas o de clase media.

Estados Unidos los primeros híbridos de maíz resistentes a sequía (que sólo prometen aumentos de rendimiento de 5 a 15% bajo condiciones de déficit hídrico), a lo que debe sumarse un puñado de variedades de polinización abierta de maíz, sorgo y arroz, que ya están disponibles para su uso en África subsahariana (Tollefson, 2011; CGIAR, 2003). Estos avances parecen desproporcionadamente escasos si se comparan con los conocimientos científicos alcanzados sobre el estrés hídrico de las plantas. Si, por ejemplo, buscamos en Internet en el sitio Scholar Google® las palabras “*plant water stress*”, aparecen 84.300 citas científicas (contando desde 1950), de las cuales 50.800 corresponden a la última década.

Blum (2005) haciendo un análisis del dilema que significa entender, diseñar y actuar en planes de mejoramiento de cultivos resistentes a sequía, marca quizás el aspecto clave en el que estriba la resistencia al estrés hídrico de los cultivos. Considera que las selecciones que han resultado exitosas casi siempre han involucrado un cambio genético hacia un tipo de planta evitadora del estrés hídrico y, que este fenotipo se ha asociado a rasgos tales como: un ciclo vegetativo corto, plantas pequeñas con área foliar reducida y transpiración reducida, un sistema radical profundo y un eficiente ajuste osmótico. Estos rasgos en general atentan contra el potencial productivo (salvo en el caso del ajuste osmótico), pero representan una ventaja bajo déficit hídrico. No obstante lo certero de estas opiniones, significan una simplificación excesiva con respecto a la comprensión que cabría tener respecto de un fenómeno tan complejo como el de la resistencia de las plantas a sequía. De hecho él agrega una consideración importante que representa una limitación para fitomejoradores y biólogos moleculares: “el fenómeno de la resistencia del estrés involucra a miles de genes y se define por los rasgos constitutivos de la planta entera, que se asocian a cómo éstas evitan o toleran la deshidratación, y cuánta agua usan”.

Si bien hoy se conocen los principales mecanismos implicados en la resistencia al estrés hídrico y se han formalizado muchos de ellos, mediante modelos –por ejemplo, la absorción de agua por la raíz y su ascenso por los tallos, la conductancia estomática, la transpiración y la fotosíntesis (Cowan, 1972a; Campbell y Norman, 1998; Salisbury y Ross, 2000; Farquhar *et al.*, 2001; Tyree y Zimmermann, 2002; Damour *et al.*, 2010)–, el cuadro general sobre el funcionamiento de las plantas bajo sequía, sigue siendo bastante descriptivo (Chaves *et al.*, 2002; Lovisolo *et al.*, 2010); lo que limita el valor heurístico de este conocimiento (Bussard,

2005). Pero, es posible que muchos de los descubrimientos obtenidos en los últimos años, que se reflejan en la gran cantidad de trabajos publicados, puedan ser sometidos a una nueva síntesis y formalización teórica, que pueda integrar el conocimiento en el nivel de la planta entera (Souza y Cardoso, 2003; Chaves *et al.*, 2002; Lovisolo *et al.*, 2010). La dinámica del agua en la planta se adapta muy especialmente a este tratamiento debido a que responde a fenómenos pasivos, que pueden ser representados por leyes físicas. Esta formalización teórica posibilitaría una visión más sistémica de los fenómenos y permitiría, mediante modelos, predecir comportamientos (Mäkelä *et al.*, 2002). Este abordaje es interesante para explicar la estructura de sistemas complejos como el que implica la resistencia a sequía, donde es esperable, por ejemplo, la existencia de rasgos emergentes debido a la interacción de mecanismos. La posibilidad de explicar un “todo” estructurado –*i.e.*, el comportamiento de la planta bajo déficit hídrico–, sin renunciar al esquema reduccionista, requiere un programa epistémico que comprenda una enumeración de las partes del “todo”, una descripción de las propiedades relevantes de esas partes, un conocimiento de las leyes generales que gobiernan esas partes y una especificación de cómo esas partes funcionan juntas constituyendo el “todo” (Hull, 1982).

Estos aspectos filosóficos son importantes porque marcan la oportunidad para avanzar en el conocimiento, en un tema aparentemente tan transitado, como el de la resistencia de las plantas a sequía. La idea es llegar a explicar cómo los múltiples mecanismos interactúan para definir el comportamiento de la planta en condiciones de sequía.

Es importante no olvidar, ante el avance de la biología molecular, este tipo de investigación fisiológica “clásica” que permite la comprensión de los fenómenos y el entendimiento de la variabilidad de rasgos morfológico-funcionales del germoplasma. La fisiología vegetal “clásica” con sus ingeniosos métodos permite dilucidar los mecanismos ocultos tras los distintos fenómenos observables, lo que es indispensable para las interpretaciones bioquímicas y genéticas (Folkow, 1994; Agre, 1998). Por no tener en cuenta esto, se han cometido errores al creer que inyectando unos pocos genes en una planta se podría lograr un cultivo resistente a sequía, sin considerar las condiciones morfológicas y funcionales del receptor de la transformación genética –la ingeniería genética, por supuesto, es más factible cuando se trabaja con mecanismos determinados por unos pocos genes (*e.g.*, el gen que codifica una

enzima antioxidante o un soluto compatible; Mundree *et al.*, 2002; Apse y Blumwald, 2002). De esta manera, el conocimiento que se deriva de la fisiología vegetal “clásica” se convierte en una precondition de la alianza que debe darse entre fisiólogos, biólogos moleculares y fitomejoradores para lograr los avances tecnológicos que necesita nuestra sociedad.

### **1.3 Objetivos y plan general de la tesis**

Si se quiere saber cómo forma y función definen la resistencia a la sequía, un aspecto central a entender es cómo las plantas regulan su hidratación y turgencia, para evitar el estrés hídrico.

Las plantas cuentan con múltiples mecanismos para mantener estos parámetros dentro de valores compatibles con la vida, regulando la adquisición, el transporte y la transpiración del agua, así como la hidratación celular. La interacción de estos mecanismos constituye un verdadero sistema (Cowan, 1972b; Johnsson y Pritz, 2002; Meinzer *et al.*, 2004) y la necesidad de formalizarlo constituye la motivación principal de esta tesis.

El objetivo general es desarrollar un modelo que formalice teóricamente este sistema de regulación hídrica, integrando las leyes físicas que lo gobiernan. La idea es que esto permita predecir los niveles de hidratación y turgencia foliar de las plantas, teniendo en cuenta las condiciones ambientales y la interacción entre los mecanismos de regulación hídrica. Se pretende que el modelo pueda explicar el funcionamiento de la planta bajo condiciones de déficit hídrico de distinta gravedad; y que pueda escalarse al nivel de la planta entera, considerando los efectos de la hidratación y la turgencia sobre el tamaño de ésta. Otro objetivo es explicar, mediante el modelo, por qué algunas plantas tienen mayor o menor resistencia a sequía. Con respecto a este último aspecto, se pretende validar el modelo teórico que se desarrolle, en la vid, tomándola como cultivo “tipo” y aprovechando que en ella existen distintas variedades con diversos grados de resistencia a déficit hídrico (Schultz, 2003).

Previo a este desarrollo, en el capítulo 2 se presenta una sinopsis introductoria sobre el estrés hídrico en las plantas. Allí se hace una revisión bibliográfica conceptual sobre los efectos del estrés hídrico en las plantas, y sobre los mecanismos de resistencia al estrés hídrico presentes en estos organismos.

A continuación, en el capítulo 3, se presenta una revisión de lo que se sabe en términos físicos sobre el sistema de transporte y regulación hídrica de las plantas, y sobre las distintas partes de

este sistema. Este análisis está organizado para cubrir temas como: la teoría coheso-tensiva, el modelo símil eléctrico de la conducción del agua en la planta, el funcionamiento hidráulico de la raíz y del tallo, el mecanismo de ajuste estomático, la regulación de la temperatura foliar, el ajuste osmótico y elástico como mecanismos que evitan la deshidratación celular y preservan la turgencia, y la respuesta de las plantas a la fracción de agua edáfica transpirable. El análisis se basa en describir las leyes físicas y los modelos teóricos que explican los mecanismos absorción, transporte hídrico, transpiración e hidratación foliar. Este análisis representa la fundamentación que es necesaria para el desarrollo del modelo integrado que explicará la hidratación de la planta, y que es el objetivo principal de la tesis.

Como se intenta probar que todos los equilibrios hídricos en la planta tienen una base física y mecánica, se ha hecho un esfuerzo por incluir todos los desarrollos matemáticos probatorios. Pero, dado que algunos de estos desarrollos matemáticos son muy extensos, algunas veces se han incluido en un Anexo al final de la tesis, para no cortar la línea argumental.

Al final de este capítulo 3 se incluye una fundamentación del problema a investigar, el cual gira en torno a si es posible integrar en un único modelo todos los mecanismos de regulación hídrica de la planta, qué variables debe incluir este modelo y cómo pueden ser las diferencias entre genotipos mas o menos resistentes, y se establecen las principales hipótesis.

En el capítulo 4 se desarrolla el modelo teórico de regulación hídrica propuesto, el cual explica el contenido de agua simplástica y la turgencia foliar, por la interacción de los mecanismos evitadores del estrés hídrico. Esto implica integrar todos los mecanismos conocidos, en un sistema que explica el funcionamiento hídrico de la hoja. Este capítulo incluye además desarrollos teóricos y simulaciones que son necesarios para entender el funcionamiento del sistema de regulación hídrica, referidos al rol de la fracción de agua edáfica transpirable sobre la percepción del estrés, cómo la conductancia estomática depende del déficit de presión de vapor de la atmósfera, y también de la fracción de agua edáfica transpirable, y qué implicancias tiene el acoplamiento entre las conductancias estomática e hidráulica de la planta.

Por último, en el Capítulo 5 se hace una propuesta para escalar el modelo al nivel de la planta entera y se realiza una la contrastación experimental, sobre los efectos del déficit hídrico en la



expansión foliar y la partición de biomasa, y las implicancias sobre la economía hídrica en el nivel de la planta entera.

## 2 El estrés hídrico en las plantas

### 2.1 El estrés hídrico y sus efectos

Desde un punto de vista ecofisiológico, se ha definido al estrés hídrico como cualquier limitación al funcionamiento óptimo de una planta, impuesta por una disponibilidad de agua insuficiente (Medrano y Flexas, 2003). Desde un punto de vista fisiológico la palabra estrés remite a algún tipo de sufrimiento, *e.g.*, una alteración del funcionamiento normal con consecuencias sobre el crecimiento o el desarrollo de la planta (Salisbury y Ross, 2000). La falta de disponibilidad hídrica, que causa el estrés, puede deberse a un déficit hídrico edáfico o a una demanda evaporativa atmosférica excesiva, o a la interacción de ambos factores, aspecto, este último, que se enmarca en lo que se conoce simplemente como déficit hídrico. Una alta demanda evaporativa ocurre por ejemplo cuando aumenta en forma excesiva el déficit de presión de vapor de la atmósfera (Campbell y Norman, 1998).

Con respecto al déficit hídrico edáfico, desde hace algún tiempo se ha dado una controversia entre los que afirman, basados en consideraciones teóricas termodinámicas, que es causado por una disminución del potencial hídrico del suelo ( $\Psi_s$ ); y los que afirman, basados en evidencias empíricas, que es causado por una disminución del contenido de humedad edáfica, referido en términos de la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW; Sinclair, 2005; Sadras y Milroy, 1996). Es razonable pensar que ambas posturas pueden tener algo de razón, ya que una disponibilidad de agua insuficiente podría deberse a una disminución del  $\Psi_s$  a medida que el suelo se seca, pero también a una disminución de la capacidad del suelo para proveer agua –aspecto este último que podría depender de su FTSW. Uno de los objetivos de la tesis es resolver esta controversia.

El déficit hídrico produce en las plantas un conjunto de respuestas que constituyen un síndrome. La disminución del agua edáfica y/o el aumento de la demanda evaporativa de la atmósfera disparan una serie de eventos, que comienzan con la disminución del potencial hídrico ( $\Psi$ ) que se transmite a todos los órganos de la planta. La disminución del  $\Psi$  produce

una pérdida concomitante de turgencia celular ( $\Psi_p$ ). En el mediano plazo, el síndrome continúa con la síntesis de ácido abscísico (ABA), y el bloqueo de la síntesis de citocininas en las raíces; y con un aumento del pH de la savia xilemática (Linchtenthaler, 2003; Gollan *et al.*, 1992). Estos primeros eventos desencadenan otros, como por ejemplo la cavitación xilemática, la disminución del alargamiento celular en los órganos en crecimiento –lo que provoca una reducción de la superficie foliar (LA)<sup>2</sup>–, el cierre estomático, y la disminución de la fotosíntesis. El síndrome refleja la ocurrencia de una cadena de fenómenos causales. Las respuestas que son consecuencia de determinadas causas, pueden a su vez ser causa de otras respuestas ulteriores. Algunas de las respuestas evidencian daño biológico –*e.g.*, la afectación de los fotosistemas del cloroplasto–; y otras, indican reacciones de resistencia –*e.g.*, el cierre estomático ó la disminución del potencial osmótico ( $\Psi_\pi$ )–. Además, algunas respuestas se retroalimentan entre sí. Por ejemplo, el déficit hídrico causa la disminución del potencial agua de la planta ( $\Psi$ ), esto trae aparejado que el xilema cavite, lo que se traduce en una pérdida de conductancia hidráulica de la planta ( $k_L$ ). Este último fenómeno, como se explicará más adelante, hace que el  $\Psi$  disminuya aún más. Este ejemplo es un caso de retroalimentación positiva, que podría terminar en una situación catastrófica para la planta, conduciendo a su muerte. Pero, también se dan retroalimentaciones negativas, por las cuales la planta alcanza determinados equilibrios que posibilitan su supervivencia. Un ejemplo de este tipo de retroalimentación es la que se da entre  $\Psi_L$  y la conductancia estomática ( $g_s$ ). Así, una disminución de  $\Psi_L$  provoca que los estomas se cierren y  $g_s$  disminuya; esto a su vez provoca una disminución de la transpiración (E), lo que ulteriormente estabiliza el  $\Psi_L$  en un determinado valor, generalmente inferior al existente antes de que se manifestara el déficit hídrico<sup>3</sup>. Como se verá más adelante, en el Capítulo 3, los estomas se cierran ante el déficit hídrico por el descenso del  $\Psi_\pi$  de las células oclusivas desencadenado por la síntesis de ABA,

---

<sup>2</sup> La disminución de la superficie foliar por el déficit hídrico tarda en visualizarse, lo que puede inducir a pensar que es un fenómeno lento. Pero, si se mide como la tasa de elongación del tejido, el fenómeno se manifiesta en el lapso de unos pocos minutos (Munns, 2002).

<sup>3</sup> En cuanto a la relación entre E y  $\Psi_L$ , la disminución de E no necesariamente conducirá a una disminución del  $\Psi_L$ . Esto dependerá del balance entre la capacidad de transporte de agua desde el suelo hasta las hojas como de la demanda atmosférica y la resistencia hidráulica provista por los estomas, como se verá más adelante en el Capítulo 3.

aunque también el mecanismo de cierre responde a otros aspectos relacionados con la caída del  $\Psi_L$  (Buckley, 2005).

Qué tan severo puede resultar el estrés hídrico para la planta depende de varios factores, entre los que se cuentan la intensidad y duración del mismo déficit hídrico, el grado de aclimatación de la planta y su nivel de resistencia. La planta alcanza la aclimatación en el mediano plazo, por ejemplo luego de convivir con un estrés no demasiado severo. Durante la aclimatación sufre modificaciones como una reducción de la superficie foliar, tejidos más rígidos, un cierto ajuste osmótico ó la disminución de la relación hoja:raíz. Una planta no aclimatada, ante un déficit hídrico no tan intenso, puede sufrir respuestas agudas de daño, como pérdida de turgencia, senescencia y defoliación. Una planta aclimatada, en cambio, puede resistir situaciones de déficit hídrico severo, sin manifestar síntomas tan graves. Por supuesto que todas las respuestas, tanto agudas como de mediano plazo, están mediadas por la resistencia genética de la planta, que es resultado de su grado de adaptación evolutiva.

Algunos aspectos importantes sobre la resistencia a déficit hídrico se ampliarán en el punto siguiente. En este apartado nos limitaremos a indicar las principales respuestas observadas en las plantas frente al estrés hídrico, indicando las posibles causas. También, más adelante a medida que avance la tesis se profundizará en el análisis de los procesos que ocurren durante el estrés hídrico, y en la explicación de los mecanismos implicados, tratando de probar que las posibles causas, que se indican ahora, son realmente “las causas” de los fenómenos<sup>4</sup>.

En la figura 2.1.1 se muestra un esquema simplificado del síndrome de respuesta al déficit hídrico, con su cadena de posibles causas y retroalimentaciones, donde se puede observar cómo una caída de la humedad edáfica –i.e., de la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW)– con una disminución concomitante del potencial hídrico edáfico ( $\Psi_S$ ), causan la

---

<sup>4</sup> El análisis causal incluye el análisis del proceso o cadena de causas y efectos, y remite al concepto de mecanismo biológico. Puede afirmarse que las respuestas biológicas a determinados estímulos son atribuibles a –i.e., causadas por– unos determinados entes o actividades organizadas, los “componentes del mecanismo”, que funcionan de una cierta manera. Estos componentes y la forma cómo funcionan constituyen precisamente el mecanismo biológico (Bechtel, 2006).

disminución de  $\Psi$  en la planta, el aumento de la concentración de ABA, y la disminución de turgencia, conductancia hidráulica, potencial osmótico, superficie foliar, transpiración y asimilación de carbono. En este esquema la síntesis de ABA aparece como una consecuencia de la disminución de  $\Psi_L$  pero no puede descartarse que se produzca por un sensado directo, por parte de las raíces, de la disminución de la humedad edáfica (*i.e.*, de la FTSW; Stoll *et al.*, 2000; Tardieu y Simmoneau, 1998).

Este esquema es muy parcial ya que sólo incluye, y sucintamente, algunos fenómenos importantes, pero en la tabla 2.1.1, se incluye una información bastante más amplia, sobre las respuestas más comunes a déficit hídrico y sus posibles causas. Las evidencias científicas acumuladas sobre estas respuestas a déficit hídrico son abundantes, habiéndose estudiado en distintas especies vegetales y situaciones ambientales. A modo de ejemplo, en esta tabla solo se incluyen citas de observaciones experimentales realizadas en vid.

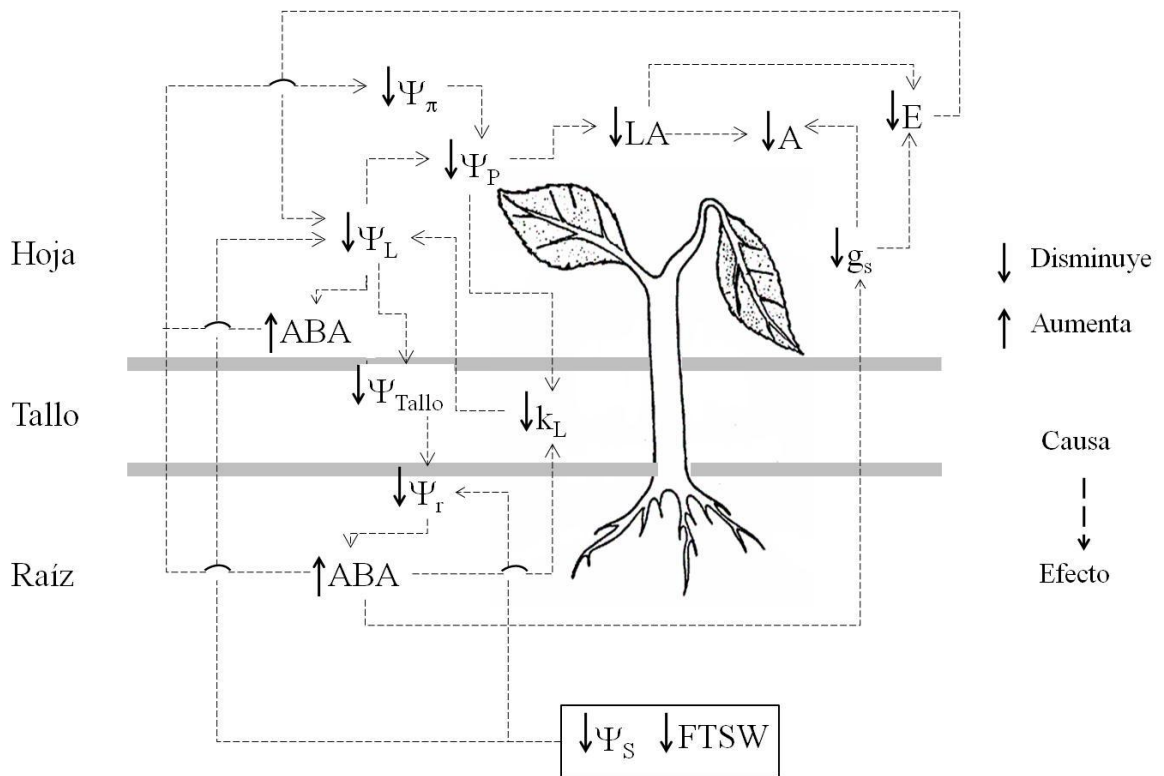


Figura 2.1.1: Cadena con algunas de las principales causas y efectos desencadenadas por el déficit hídrico edáfico ( $\Psi_s$ : potencial hídrico edáfico, FTSW: fracción de agua edáfica transpirable, ABA: ácido abscísico,  $\Psi_L$ : potencial hídrico foliar,  $\Psi_{\text{Tallo}}$ : potencial hídrico del tallo,  $\Psi_r$ : potencial hídrico de la raíz,  $k_L$ : conductancia hidráulica de la planta,  $\Psi_\pi$ : potencial osmótico foliar,  $\Psi_p$ : turgencia foliar, LA: superficie foliar, A: fotosíntesis neta,  $g_s$ : conductancia estomática, E: transpiración; el ABA sintetizado en el nivel de las hojas provoca los mismos efectos que el sintetizado en las raíces).

Tabla 2.1.1: Efectos del déficit hídrico observados en vid y causas probables –\*en algún caso, en que las citas era escasas, se incluyó otro cultivo.

Efecto	Causa presunta	Observado por:
1. Disminución de potencial hídrico foliar ( $\Psi_L$ )	Disminución del potencial hídrico edáfico ( $\Psi_S$ ) o aumento del déficit de presión de vapor atmosférico (D)	Soar <i>et al.</i> , 2006; Pellegrino <i>et al.</i> 2004; Schultz 2003; Ojeda <i>et al.</i> , 2002; Van Zyl, 1987
2. Disminución de la turgencia ( $\Psi_p$ ) y el volumen celular – <i>i.e.</i> , del contenido relativo de agua simplástica (RSWC)	Disminución de $\Psi_L$	Schultz 2003; Patakas y Noitsakis, 1999
3. Aumento de la síntesis de ácido abscísico (ABA) en las raíces	Disminución de la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW)	Stoll <i>et al.</i> , 2000; Tardieu y Simmoneau, 1998
4. Aumento de la concentración de solutos ( <i>e.g.</i> , prolina y azúcares) y disminución del potencial osmótico ( $\Psi_\pi$ )	Síntesis y/o acopio de solutos en las células Disminución del volumen celular	Patakas <i>et al.</i> , 2002; Patakas, 2000; Patakas y Noitsakis, 1999; Rodríguez <i>et al.</i> , 1993
5. Aumento del pH en la savia xilemática	Aumento de la concentración de iones como $K^+$ , debido a cambios en la actividad de la bomba de protones en las raíces	Stoll <i>et al.</i> , 2000
6. Aumento de la concentración de ABA	Aumento del ABA protonado por aumento de la concentración de ABA y el aumento del pH	Soar <i>et al.</i> , 2006; Stoll <i>et al.</i> , 2000
7. Aumento de la rigidez de las paredes	Disminución del volumen celular? Aumento de la lignificación de los tejidos	Patakas <i>et al.</i> , 2002; Rodríguez <i>et al.</i> , 1993
8. Cierre estomático, <i>i.e.</i> , disminución de la conductancia estomática ( $g_s$ )	Aumento de la concentración o de la concentración de ABA Pérdida de turgencia en las células oclusivas por disminución de la concentración de solutos	Soar <i>et al.</i> , 2006; Maroco <i>et al.</i> , 2002; Stoll <i>et al.</i> , 2000;
9. Aumento de la temperatura de la hoja	Disminución de $g_s$	Möller <i>et al.</i> , 2007; De Souza <i>et al.</i> , 2005; Van Zyl, 1987
10. Disminución de la fotosíntesis neta (A)	Cierre estomático Fotoinhibición Reducción de la superficie foliar	Bertamini <i>et al.</i> , 2006; Pellegrino <i>et al.</i> , 2006; De Souza <i>et al.</i> , 2005; Maroco <i>et al.</i> , 2002; Van Zyl, 1987
11. Aumento de la fluorescencia	Cierre estomático que bloquea el ingreso de $CO_2$ y la energía	Flexas <i>et al.</i> , 2000

Tabla 2.1.1: Efectos del déficit hídrico observados en vid y causas probables –\*en algún caso, en que las citas eran escasas, se incluyó otro cultivo. (Continuación)

Efecto	Causa presunta	Observado por:
de la clorofila	luminosa no puede disiparse por vía fotosintética	
12. Aumento de especies reactivas del oxígeno (ROS)	Cierre estomático que bloquea el ingreso de CO <sub>2</sub> y la energía luminosa no puede disiparse por vía fotosintética Pérdida de RSWC	Demianos <i>et al.</i> , 2006
13. Daño de los fotosistemas del cloroplasto (fotoinhibición; durante la depresión de g <sub>s</sub> a mediodía en días muy luminosos y secos, o en situaciones de déficit hídrico muy severo)	Aumento de ROS	Escalona <i>et al.</i> , 2000; Correia <i>et al.</i> , 1990
14. Destrucción de proteínas y enzimas como Rubisco y desorganización de las membranas celulares (en situaciones de déficit hídrico extremadamente severo)	Aumento de ROS Pérdidas graves de RSWC	Bota <i>et al.</i> , 2004; Escalona <i>et al.</i> , 2000
15. Aumento de la actividad disipadora de energía lumínica (e.g., ciclo de las xantofilas) y antioxidante (e.g, catalasa, ascorbatoperoxidasa y peróxidodismutasa)	Fotoinhibición Aumento de los ROS	Cramer <i>et al.</i> , 2007; Medrano <i>et al.</i> , 2002.
16. Detención del crecimiento, disminución de la superficie foliar (SF), disminución del rendimiento de frutos (por menor cantidad de frutos y frutos más pequeño)	Disminución de la turgencia celular ( $\Psi_p$ ) Aumento de la rigidez de las paredes celulares	Chaves <i>et al.</i> , 2007; Pellegrino <i>et al.</i> , 2006; Roby y Matthews, 2004; Ojeda <i>et al.</i> , 2002
17. Disminución de la producción de biomasa	Disminución de la fotosíntesis por el cierre estomático Disminución de la fotosíntesis por disminución del área foliar	Bertamini <i>et al.</i> , 2006
18. Disminución del uso de agua (WU) y aumento en la eficiencia de uso del agua (WUE)	Disminución más aguda de la transpiración, que de la fotosíntesis.	Chaves <i>et al.</i> , 2007; De Souza <i>et al.</i> , 2005
19. Disminución del uso de agua	Cierre estomático y disminución	Chaves <i>et al.</i> , 2007; De Souza <i>et</i>



Tabla 2.1.1: Efectos del déficit hídrico observados en vid y causas probables –\*en algún caso, en que las citas eran escasas, se incluyó otro cultivo. (Continuación)

Efecto	Causa presunta	Observado por:
(WU)	de la superficie foliar (SF)	<i>al.</i> , 2005; Stoll <i>et al.</i> , 2000
20. Cambios en la partición de biomasa (mayor crecimiento relativo de raíces con respecto a órganos aéreos, las raíces se hacen más profundas)	Aumento de la concentración del ABA Menor $\Psi$ en canopia, que en raíces Menor sensibilidad de las raíces al estrés hídrico	Alsina <i>et al.</i> , 2011; Dry <i>et al.</i> , 2000; Araujo <i>et al.</i> , 1995 Liu <i>et al.</i> , 2006 (*en papa); Mingo <i>et al.</i> , 2004 (* en tomate); Rodrigues <i>et al.</i> , 1995 (*en lupino)
21. Disminución del diámetro y cantidad de vasos xilemáticos	Disminución de la turgencia en el tejido cambial generador del xilema Aumento de la concentración de ABA en el cambium	Lovisololo y Schubert, 1998
22. Disminución de la actividad de las acuaporinas en la endodermis	Disminución del ATP disponible Aumento de la concentración de ABA	Vandeleur <i>et al.</i> , 2009
23. Cavitación de los vasos xilemáticos	Disminución de $\Psi$ en el xilema	Alsina <i>et al.</i> , 2007; Couzouri y Schultz, 2005; Schultz, 2003
24. Disminución de la conductancia hidráulica de la planta ( $k_L$ ). Se han citado aumentos de $k_L$ en el largo plazo, por una disminución más que proporcional de la SF con respecto a la disminución de la conductividad hidráulica.	Disminución del diámetro de los vasos xilemáticos por disminución de la turgencia Disminución de la actividad de las acuaporinas de las raíces	Vandeleur <i>et al.</i> , 2009; Peterlunger <i>et al.</i> , 2000; Lovisololo <i>et al.</i> , 2002; Lovisololo y Schubert, 1998
25. Disminución del período vegetativo y reproductivo	Aumento de la síntesis de etileno por aumento de la concentración de ABA	Castellarin <i>et al.</i> , 2007
26. Cambios en el microclima de la canopia, <i>i.e.</i> , aumenta la temperatura y la insolación	Disminución del crecimiento vegetativo, y aumento de la temperatura foliar por el cierre estomático.	Chaves <i>et al.</i> , 2007
27. Cambios en la composición de los frutos, <i>e.g.</i> , aumento de la concentración de pigmentos y aromas.	Aumento del metabolismo secundario por aumento de la concentración de ABA Frutos más chicos con relación pulpa/piel más baja	Castellarin <i>et al.</i> , 2007; Chaves <i>et al.</i> , 2007; Ojeda <i>et al.</i> , 2002; Matthews y Anderson, 1988
28. Disminución de la asimilación de nutrientes minerales	Menor flujo de savia bruta por menor transpiración	Keller, 2005 Menzel <i>et al.</i> , 1986 (*en

Tabla 2.1.1: Efectos del déficit hídrico observados en vid y causas probables –\*en algún caso, en que las citas eran escasas, se incluyó otro cultivo. (Continuación)

Efecto	Causa presunta	Observado por:
	Raíces más pequeñas y menos activas –i.e., las membranas celulares y los transportadores iónicos están afectados–	maracuyá)

Como puede observarse las respuestas son muy variadas, y, algunas son de tipo hidráulico –e.g., la caída  $\Psi_L$  o la disminución del flujo de savia– y otras de tipo bioquímico –e.g., el incremento de la actividad antioxidante. En general están enmarcadas en una cadena causal y, además pueden involucrar a distintos niveles orgánicos –i.e., células, tejidos y órganos– (Lovisolo *et al.*, 2010; tabla 2.1.1).

## 2.2 La evitación y otros mecanismos de resistencia al déficit hídrico hídrico en las plantas

En las plantas existe una multiplicidad de mecanismos de resistencia a la sequía. Los distintos tipos de plantas privilegian diversos mecanismos; y cada tipo de planta recurre a varios mecanismos al mismo tiempo (Levitt, 1980; Alpert y Oliver, 2002; Walters *et al.*, 2002). La multiplicidad de mecanismos entre especies y dentro de las especies no es arbitraria, sino que refleja determinados tipos de estrategia de defensa contra el estrés, adquiridos mediante adaptación evolutiva.

Las plantas del desierto exhiben estrategias extremas para defenderse de la sequía. Las plantas “efímeras” acortan su ciclo vegetativo, para adaptarse a períodos muy breves con humedad edáfica, como puede ocurrir luego de una breve lluvia. Las plantas “resucitadoras” o tolerantes a la desecación están adaptadas a perder casi toda su humedad, permaneciendo en vida latente durante los episodios de sequía –algunas llegan a contenidos relativos de agua cercanos al 5% –, para luego rehidratarse y retomar la actividad vital. Las plantas “suculentas” del desierto se defienden reteniendo mucha humedad –gracias a un potente ajuste osmótico– y abren los

estomas de noche, cuando el déficit de presión de vapor es muy bajo (figura 1; Campbell y Norman, 1998). Estas estrategias extremas se ven acompañadas generalmente por otras adaptaciones como la disminución de la superficie foliar –las hojas se achican y muchas veces se transforman en espinas–, la acumulación de un grueso recubrimiento ceroso cuticular, la disminución del tamaño del organismo y el aumento de la exploración radical –para captar más agua del suelo. Las “suculentas” han adquirido, además, una adaptación en el mecanismo fotosintético, que les permite la captación nocturna de CO<sub>2</sub> (metabolismo CAM). Todas estas modificaciones entrañan, en general, una disminución del potencial para producir biomasa.

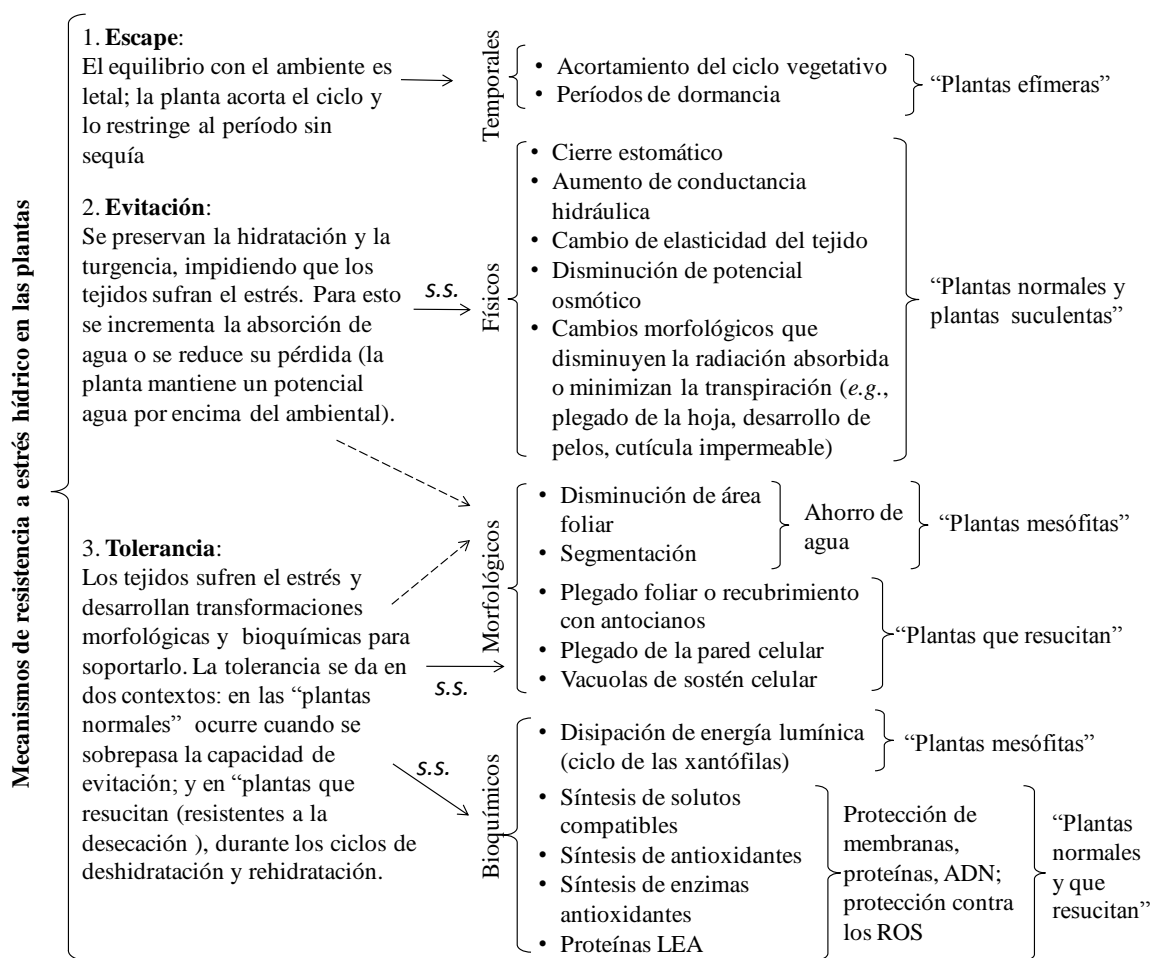


Figura 1: Principales mecanismos de resistencia a sequía en las plantas (de acuerdo con Levitt, 1980; Bray, 1997; Alpert y Oliver, 2002; Mundree *et al.*, 2002; y Walters *et al.*, 2002; los mecanismos físicos están mediados en general por otros de tipo fisiológico; *s.s.*: *sensu stricto*)

Las plantas cultivadas, por el contrario, han sido seleccionadas entre especies que no pueden considerarse, en sentido estricto, como resistentes a sequía y que están caracterizadas por una

alta producción de biomasa. Estas especies llamadas “mesófitas” son de todas maneras, salvando las diferencias específicas, bastante resistentes a estrés hídrico, ya que poseen muchas de las adaptaciones que acumularon las plantas durante su conquista del medio terrestre. Estas plantas mesófitas se adaptan a zonas sin déficit hídrico o con déficit moderado y, en ellas, el mecanismo de defensa contra el estrés hídrico es fundamentalmente el cierre estomático. El cierre estomático limita la adquisición de CO<sub>2</sub> y en estas condiciones el aparato fotosintético genera electrones libres y especies reactivas del oxígeno (ROS) que pueden degradar las membranas celulares, pero estas plantas han adquirido mecanismos bioquímicos para neutralizarlos. En estas plantas mesófitas coexisten dos tipos de mecanismos de resistencia al estrés hídrico. Por un lado, los mecanismos evitadores, que preservan la hidratación y la turgencia de los tejidos, impidiendo que estos sufran el estrés hídrico, y los mecanismos de tolerancia que actúan mitigando el daño, cuando los tejidos conviven con el estrés (Levitt, 1980, figura 1).

Los mecanismos evitadores actúan sobre distintos puntos del sistema de transporte del agua en la planta y su acción es física, facilitando la adquisición de agua o limitando su pérdida. El movimiento del agua en la planta es pasivo –no requiere gasto de energía metabólica– y provocado por gradientes de potencial hídrico; la transpiración causa una caída del potencial hídrico en las hojas, por debajo del potencial del suelo y provoca que el agua ascienda desde las raíces; a su vez, el bajo potencial osmótico de las células hace que el agua ingrese a ellas desde el apoplasto. Para evitar el estrés hídrico, los mecanismos evitadores minimizan la resistencia al flujo de agua en la planta, limitan la transpiración, o provocan la baja del potencial osmótico para favorecer el ingreso de agua al simplasto. Entre los mecanismos de evitación se cuentan los que limitan la transpiración, como el cierre estomático, ya mencionado; el recubrimiento de la epidermis con cutícula y pelos; el aumento de la conductancia hidráulica (*e.g.*, mediante mayor densidad y profundidad de raíces o por apertura de los canales de agua de la endodermis), el cambio de elasticidad del tejido –ya que una mayor rigidez implica una mayor hidratación ante aumentos leves del potencial agua–, y la disminución del potencial osmótico. También representan mecanismos evitadores, los cambios morfológicos que limitan la radiación absorbida y el calentamiento de las hojas –fuente energética de la transpiración–, como por ejemplo el desarrollo de hojas angostas, el plegado

de las mismas (epinastia) o su recubrimiento con superficies reflectantes. Los mecanismos evitadores actúan en distintos niveles morfológicos. Los mecanismos de cierre estomático, de ajuste osmótico, de cambios en la elasticidad de los tejidos y de apertura de los canales de agua de la endodermis radical, son mecanismos que se desarrollan en un nivel celular. Los cambios en la conductancia hidráulica de los tallos se producen, en cambio, en el nivel de tejidos –por ejemplo xilemático y del mesófilo foliar (Osmond *et al.*, 1987; Chaves *et al.*, 2002; Verslues *et al.*, 2006).

Por otro lado, los mecanismos de tolerancia son, en sentido estricto, de tipo bioquímico y actúan en el nivel celular, como respuesta a la ocurrencia del estrés. Cuando las células sufren estrés hídrico, se generan ROS, que como indicamos producen degradaciones de membranas, y también de proteínas celulares y del ADN. Estos trastornos son normales en el metabolismo celular, pero se exacerban durante el estrés hídrico. Los mecanismos de tolerancia enfrentan estos desarreglos, desplegando una acción protectora sobre membranas y proteínas en general, reparadora del ADN y antioxidante. En estas acciones están involucradas algunas proteínas y solutos compatibles –como azúcares, prolina, manitol y fructano– que protegen la fluidez citoplásmica y la integridad de las membranas. También poseen estas enzimas antioxidantes y protectoras del ADN –como peroxidasa, catalasa y superóxido-dismutasa–, y sustancias que secuestran radicales libres –como carotenoides, ascorbato, tocoferoles y glutatión oxidado y reducido– (Mundree *et al.*, 2002; Bray, 1997).

Entre todos los mecanismos analizados, el ajuste osmótico puede considerarse, por un lado, un mecanismo evitador –pues promueve el ingreso de agua a la célula y así evita que éstas sufran estrés–, pero por otro, también un mecanismo de tolerancia, ya que los solutos compatibles, responsables de bajar el potencial osmótico, se sintetizan al sufrir estrés y tienen una acción protectora sobre las proteínas de las membranas y del citoplasma (Bray, 1997, Mundree *et al.*, 2002). De todas maneras debe tenerse en cuenta que la acción protectora de los solutos compatibles se manifiesta, aun a concentraciones celulares muy bajas, cuando el aporte al ajuste osmótico es insignificante (Bray, 1997). Por otro lado el ajuste osmótico no sólo lo producen los solutos compatibles, cuya acumulación en el citoplasma no compromete la vitalidad, sino también solutos potencialmente tóxicos, como  $\text{Na}^+$  y  $\text{Ca}^{+2}$ , que ante situaciones

de estrés hídrico y salino, pueden acumularse en las vacuolas y contribuir al potencial osmótico de la célula (Bohnert y Gensen, 1996).

Estas consideraciones realizadas sobre el ajuste osmótico ponen de manifiesto que la clasificación de mecanismos, en evitadores y tolerantes, propuesta por Levitt (1980) es útil, aunque limitada, ya que las categorías no son excluyentes en todos los casos. Para evitar confusiones, en este estudio, consideraremos como mecanismos evitadores, en sentido amplio, a todos los que tengan una acción física, impidiendo la captación de energía térmica por las hojas, o que actúen sobre el sistema de transporte del agua para aumentar su adquisición o evitar su pérdida sin importar en qué nivel funcionen – molecular, bioquímico, celular, tisular u orgánico.

Además de los mecanismos de tolerancia ya descritos, las plantas disponen de otros que están relacionados con la protección del aparato fotosintético. Estos se han desarrollado como una adaptación al problema que se suscita cuando, al cerrarse los estomas para evitar la pérdida de vapor de agua, se impide el ingreso de CO<sub>2</sub>. Cuando esto ocurre, se bloquea la fotosíntesis y se dan las condiciones para un potencial daño del cloroplasto. Esto sucede al no poder disiparse la energía luminosa absorbida por el sistema colector de luz –por falta de sustrato reducible–, con lo que se corta el sistema de transporte de electrones del cloroplasto, se acumulan ROS y se afecta la integridad de la proteína D1 del fotosistema II (PSII). Además, y fundamentalmente en plantas C3 aumenta mucho la fotorrespiración. Las células se protegen de estos fenómenos dañinos, asociados al déficit hídrico, mediante mecanismos de tolerancia de fotoprotección, que disipan el sobrante de energía fotoquímica. Parte de esta energía puede disiparse como fluorescencia, pero el mecanismo de tolerancia más efectivo es la disipación por acción del ciclo metabólico de las xantofilas. Este ciclo –denominado ciclo H<sub>2</sub>O-H<sub>2</sub>O o ASADA– consume energía fotoquímica, transformando violaxantina en anteraxantina y zeaxantina, por acción de la violaxantina de-epoxidasa y la proteína PsbS (Taiz y Zeiger, 2001; Demmig Adams y Adams, 2006). Este mecanismo, desarrollado como una adaptación al cierre estomático, demuestra que, en las plantas, los mecanismos evitadores y tolerantes son concomitantes y la existencia de ambos, necesaria.

En las especies resistentes a desecación, como algunas algas y briófitas, plantas superiores “que resucitan” y semillas de plantas mesófitas, los mecanismos de tolerancia bioquímicos se

sobreexpresan durante los períodos de desecación e hidratación –cuando se acumulan más ROS y está más comprometida la integridad de las membranas. Además, en este tipo de plantas, se ponen en juego otros mecanismos bioquímicos específicos, como la síntesis de proteínas LEA (siglas en inglés de “*late embryogenesis abundant*” que significa abundantes en la embriogénesis tardía) muy higroscópicas y protectoras de otras proteínas<sup>5</sup>. En estas plantas resistentes a desecación existen también, otros tipos de mecanismos que pueden ser considerados como tolerantes en un sentido amplio, ya que no son bioquímicos, sino anatómicos y morfológicos. Estos se ponen en juego cuando las células pierden mucha agua y las paredes tienden a colapsar dañando el protoplasma. Para impedir este daño, algunos de estos organismos desarrollan la proliferación de pequeñas vacuolas atestadas de solutos compatibles, que se encargan de llenar el volumen celular. En otros casos se da un plegado ordenado de las paredes celulares, para impedir que estas dañen el citoplasma. Las plantas que “resucitan” poseen además, mecanismos de disipación de energía solar, que actúan filtrando o eludiendo la intercepción de la luz –por acumulación de filtros solares o plegado de las hojas– o incluso desmantelan sus complejos cosechadores de luz y cloroplastos, durante los períodos de deshidratación, deprimiendo abruptamente la fotosíntesis, lo que impide la fotoinhibición (Mundree *et al.*, 2002).

En las plantas mesófitas también existen mecanismos anatómicos que pueden considerarse como tolerantes en sentido amplio, ya que se manifiestan cuando ha sufrido algún grado de estrés hídrico; pero también pueden considerarse evitadores, ya que tienen el efecto de ahorrar agua para evitar daños ulteriores. En este sentido, una de las respuestas más frecuentes a estrés hídrico es la disminución del crecimiento de los órganos aéreos –por menor división y expansión celular–. Esta disminución implica una menor superficie transpiratoria, con lo que las plantas consumen menos agua; lo que, en sí mismo, es un mecanismo indirecto de resistencia a sequía (Maseda y Fernández, 2006). Una situación más extrema aún se da en plantas “poco resistentes a sequía”, cuando ante disminuciones del potencial hídrico foliar, se producen fallas en la conducción xilemática por cavitación de los vasos y traqueidas. Ante esta situación disminuye drásticamente la conductancia hidráulica de la planta, y esto produce la

---

<sup>5</sup> En las plantas mesófitas las proteínas LEA actúan protegiendo la vitalidad de las semillas cuando estas pierden agua para transformarse en órganos de propagación.

deshidratación, muerte y segmentación de muchas hojas, peciolo y tallos. La segmentación hidráulica implica una mayor vulnerabilidad a la cavitación en la inserción de esos órganos como ramitas y suele darse en las porciones más distales de la planta, provocando una drástica disminución de la superficie transpiratoria, con el consiguiente ahorro de agua (Tyree y Zimmermann, 2002). Este mecanismo de segmentación se ha observado tanto en especies arbóreas, como en herbáceas (*e.g.*, nogal y girasol; Tyree *et al.*, 1993; Lo Gullo *et al.*, 2004).



### 3 Qué se sabe y qué no, sobre el sistema de transporte y regulación hídrica de las plantas

El sistema de transporte de agua y de regulación hídrica de las plantas superiores, se estructuró luego de un largo proceso evolutivo, que tendió a la adaptación al medio terrestre y a la defensa contra la deshidratación. Las distintas especies vegetales lograron diversas capacidades para resistir el déficit hídrico, pero en general, quedaron estructuradas de manera tal que su asimilación de carbono tiene un alto costo en términos de gasto de agua. Si las plantas mantienen los estomas abiertos para captar CO<sub>2</sub>, no pueden evitar transpirar; y si los cierran para ahorrar agua, disminuye la asimilación.

El compromiso entre transpiración y asimilación es clave para definir la resistencia a sequía en una especie. Pero, para entender esta problemática, se hace necesario conocer cómo funciona y de qué manera se regula el sistema hídrico de las plantas. Esto requiere conocer cómo funciona cada una de las estructuras morfológicas de este sistema. Por ello, en este apartado, se revisará qué se sabe sobre el sistema hídrico de las plantas y sobre sus componentes anatómicos. Se hará énfasis en lo que se refiere a cómo funcionan los mecanismos de transporte de agua y de hidratación celular, y a las leyes biofísicas que se aplican a estos fenómenos<sup>6</sup>.

---

<sup>6</sup> Sobre el compromiso entre la transpiración y la asimilación como dilema que las plantas deben constantemente regular, Cramer *et al.* (2009) ofrecen una mirada distinta a dicho paradigma. En este sentido, los autores postulan que la baja WUE observada en distintas especies es un mecanismo necesario para proveer de nutrientes a las plantas cuando el agua no es limitante. En este sentido, el trabajo mencionado ofrece un mecanismo distinto de la regulación del uso del agua influenciado por la disponibilidad de agua y nutrientes.

### **3.1 La teoría coheso-tensiva del ascenso de la savia (flujos de savia y transpiración; el concepto de potencial hídrico; y las leyes de flujo de Van de Honert y de Fick)**

En la actualidad, la teoría más consistente para explicar el ascenso del agua en las plantas es la coheso-tensiva. Esta teoría indica que el flujo de savia es un fenómeno pasivo, que no gasta energía metabólica, y que está impulsado por la evaporación del agua en las hojas. La evaporación crea una tensión –o presión negativa– en los nano-espacios entre las fibrillas de las paredes del mesófilo foliar expuestas a la atmósfera intercelular. Esta tensión se transmite a los capilares del xilema y dentro de este tejido hasta el xilema de la raíz, traccionando el agua desde la raíz, y provocando un flujo que conecta el suelo con la atmósfera –se dice que el agua se mueve por un continuo suelo-planta-atmósfera –el SPAC. La columna de agua se mantiene íntegra en el xilema gracias a la fuerza cohesiva que existe entre las moléculas de agua (Tyree y Zimmermann, 2002). El agua en el xilema se encuentra en un estado metaestable –*i.e.*, propensa a vaporizarse–, debido a la presión negativa dentro de los conductos (Tyree, 2003a). Cuando el xilema está sometido a excesivas tensiones si existe déficit hídrico, algunos conductos sufren embolia gaseosa y pierden su funcionalidad (Hacke *et al.*, 2001 a; Nardini *et al.*, 2001; Melcher *et al.*, 2003; Hukin *et al.*, 2005; Domec *et al.*, 2006). En cualquier sistema hidráulico construido por el hombre, que por ejemplo conste de una bomba y una cañería aspirante de agua de unos cuantos centímetros de diámetro, la columna de agua aspirada no puede superar los 10 m de altura (lo que corresponde a una succión de aproximadamente -0,1 MPa). Luego de este punto la columna cavita y se corta el flujo de agua. En las plantas, en cambio, los conductos del xilema son de tamaño capilar y el agua se adhiere sobre sus paredes hidrófilas. Esto evita que las columnas caviten, aun a muy bajas succiones, y permite “aspirar” el agua hasta alturas que parecen asombrosas. Por ejemplo, en los árboles más altos que se conocen, las secuoyas gigantes (*Sequoiadendron giganteum*), la transpiración puede hacer ascender la savia hasta más de 90 m de altura, a través de su xilema, formado por traqueidas de unos 20  $\mu\text{m}$  de diámetro (Rundel y Stecker, 1979). En ninguna planta se han encontrado vasos más anchos a 500  $\mu\text{m}$ , lo que establece el límite físico para el ascenso capilar de la savia por el mecanismo coheso-tenso-transpiratorio (Tyree y Zimmermann, 2002).

Si bien la teoría coheso-tensiva es antigua –se originó a fines del siglo XIX (Bohm, 1893; Dixon y Joly, 1895)–, tiene un gran poder explicativo y predictivo y, hasta el día de hoy, ha soportado todos los intentos por falsearla (Milburn, 1996; Stiller y Sperry, 1999; Tyree, 1999; Cochard *et al.* 2000, Wei *et al.*, 1999; 2000; Richter, 2001). En su origen, esta teoría suscitó controversias entre los botánicos, que no podían creer que el agua se moviera en la planta sin el concurso de algún tipo de bomba, como la que, por ejemplo, provoca el flujo de sangre en los animales<sup>7</sup>. Muchos años después se logró completar su fundamentación termodinámica, lo que permitió explicar el mecanismo de transporte de agua sobre una base física. En este aspecto fue fundamental el desarrollo del concepto de potencial hídrico por Slatyer y Taylor (1960), como una medida de la energía libre del agua y de su capacidad para realizar trabajo. Desde un punto de vista termodinámico, la teoría indica que la fuerza impulsora del agua entre dos puntos cualesquiera de la planta –y por extensión en el SPAC– es generada por la diferencia de energía libre de Gibbs entre esos dos puntos. El agua en la planta se mueve siempre desde un punto de mayor energía libre hacia un punto de menor energía libre –o sea a través de un gradiente de energía. La energía libre de Gibbs es una medida de la máxima energía disponible en un sistema, que puede convertirse en trabajo, a presión y temperatura

---

<sup>7</sup> Las últimas controversias en torno a la teoría coheso-tensiva se dieron durante la década de 1990, cuando Canny observó, por criomicroscopía SEM, que vasos cavitados de girasol se reparaban de día. Y, elaboró una teoría alternativa a la coheso-tensiva que denominó “teoría de la presión compensatoria” (Canny, 1995; Canny 1997; Canny, 1998). Ella explicaba que la cohesión del agua estaba soportada por la presión del tejido parenquimático de los radios xilemáticos. Esta teoría alternativa ha sido falseada experimentalmente en varias oportunidades, probando que Canny había incurrido en artefactos en su investigación (Stiller y Sperry, 1999; Tyree, 1999; Cochard *et al.*, 2000; Richter, 2001). Recientemente se ha observado que los vasos xilemáticos de la vid sí se reparan de día, pero manteniéndose hidráulicamente aislados del resto del xilema funcional, que se mantiene bajo tensión (Brodersen *et al.*, 2010). Esta controversia también fue abonada por la inconsistencia que arrojaban observaciones de potencial hídrico foliar por métodos indirectos, como la cámara de Schölander –que brindaban valores muy bajos de succión– y por métodos directos, como la “sonda de presión” –que daban lecturas menos bajas– (Zimmermann *et al.*, 2004). Esta crítica fue descalificada por observaciones experimentales minuciosas (Milburn, 1996). A la postre los debates sirvieron para reafirmar la teoría coheso-tensiva y fortalecer el consenso sobre ella, en el ámbito científico.

constantes (Salisbury y Ross, 2000). Esta energía equivale a la suma, de la entalpía del agua, y del producto de su entropía, por su temperatura absoluta. Como toda medida de energía, la energía libre de Gibbs no puede medirse en valores absolutos, sino como diferencia con respecto a un sistema de referencia, por lo cual en su cálculo intervienen las diferencias de entalpía y de entropía, con respecto a las del sistema de referencia. Sus unidades físicas son las mismas que las de cualquier otra energía *i.e.*, J o N·m.

Durante muchos años los fisiólogos vegetales habían discutido los movimientos del agua en términos de diferencias de presión y no de energía libre –que por otro lado no es fácil de medir–, por lo que, para adaptarse a esta modalidad, se desarrolló el concepto de potencial hídrico, que se mide en unidades de presión.

Taylor y Slayter (1960) definieron al potencial hídrico ( $\Psi$ ) como la diferencia de potencial químico del agua –o sea la energía libre de Gibbs, por unidad de materia– con respecto a la del agua pura a la misma temperatura y a la presión atmosférica –que se considera convencionalmente con un  $\Psi = 0$  (Slatyer y Taylor, 1960). Para que el  $\Psi$  pueda expresarse en unidades de presión (Pa y sus múltiplos), la energía química se divide por el volumen molar parcial del agua (ec. 3.1.1).

$$\Psi = \frac{\mu_w - \mu_w^*}{V_w} \quad \{\text{MPa}\} \quad (3.1.1)$$

Donde:  $\mu_w$ : potencial químico del agua en un determinado punto del SPAC a temperatura T {kJ mol<sup>-1</sup>};  $\mu_w^*$ : energía química del agua pura a temperatura T y presión atmosférica; y  $V_w$ : volumen molar parcial del agua {18 · 10<sup>-6</sup> m<sup>3</sup>mol<sup>-1</sup>}.

No deben olvidarse dos condiciones importantes con respecto a esta variable. Una es que  $\Psi$  es una magnitud intensiva, es decir que no depende del tamaño, ni de la cantidad de materia del sistema, sino que es específica de cada punto del sistema. La otra es que  $\Psi$  es muy dependiente de la temperatura, por lo que para establecer comparaciones de  $\Psi$  entre dos puntos del sistema, los valores deben referirse a una temperatura constante. Esto se conoce como “la condición isotérmica”.

Al incluir el concepto de  $\Psi$ , el mecanismo coheso-tenso-transpiratorio puede ser explicado por los siguientes conceptos (Kramer y Boyer, 1995):

- ✓ La evaporación –o transpiración– baja el  $\Psi$  de las hojas, creando una tensión que es transmitida al xilema y de éste a la raíz. Esto causa un gradiente de potencial hídrico que provoca el ingreso del agua a la raíz y su ascenso por el xilema hasta las hojas – moviéndose desde un mayor, a un menor  $\Psi$ . Por lo tanto, la absorción de agua y su ascenso son controlados por la transpiración.
- ✓ El agua es muy cohesiva y puede soportar  $\Psi$  muy bajos, sin que se rompa la columna líquida, cuando está confinada en los capilares del xilema y no existen burbujas de aire.
- ✓ El agua forma un sistema continuo en la planta que va, desde el suelo en contacto con las raíces, hasta la superficie evaporante de las hojas –el SPAC–, pasando por los elementos conductores del xilema.

La transpiración se produce porque existe una diferencia de  $\Psi$  entre la superficie de las células del mesófilo (atmósfera foliar) y la atmósfera exterior. El  $\Psi$  de la atmósfera exterior puede calcularse teniendo en cuenta los efectos de la presión sobre la energía libre de Gibbs para un gas ideal (Mortimer, 2008; ec. 3.1.2).

$$\Psi_a = \frac{R \cdot T}{V_w} \cdot \ln \left( \frac{e_a}{e_{s(T_a)}} \right) \quad \{\text{MPa}\} \quad (3.1.2)$$

Donde:  $\Psi_a$ : potencial agua de la atmósfera {MPa}; R: constante universal de los gases {0,00831 dm<sup>3</sup> · MPa · mol<sup>-1</sup> · K<sup>-1</sup>}; T: temperatura {K}; V<sub>w</sub>: volumen molar parcial del agua expresado como masa {0,018 dm<sup>3</sup> mol<sup>-1</sup>}; e<sub>a</sub>: presión de vapor del aire {hPa}; e<sub>s(T<sub>a</sub>)</sub>: presión de vapor saturado a la temperatura del aire {hPa} (aunque en realidad, para poder compararlo con el  $\Psi$  de la atmósfera de la hoja debería considerarse a la temperatura de la hoja T<sub>L</sub> y no la del aire T<sub>a</sub>).

La atmósfera en una mañana típica de verano, con una temperatura de 28° C y una humedad relativa del 60%, tiene un  $\Psi$  de -79 MPa, mientras que la atmósfera interna de la hoja puede tener un  $\Psi$  de entre 0 y alrededor de -2 MPa. Esto explica cómo el agua puede “caer” termodinámicamente hacia la atmósfera, desde un suelo húmedo (con un  $\Psi$  de por ejemplo -0,02 MPa), pasando por la hoja (con un  $\Psi$  de por ejemplo de -1,1MPa).

El flujo de savia a través de los tejidos de la planta está impulsado por el gradiente de  $\Psi$ , y limitado por una serie de resistencias hidráulicas que aparecen a lo largo del trayecto, desde el suelo en contacto con las raíces, hasta la superficie evaporante dentro de la hoja. Las relaciones, directa entre flujo y fuerza impulsora, e inversa entre flujo y resistencias, pueden formalizarse mediante una ecuación de flujo, similar a la ley de Ohm para la electricidad. Van de Honert (1948) fue el primer científico que desarrolló y publicó esta idea, por lo que en la actualidad esta ecuación lleva su nombre (ec. 3.1.3).

$$J_w = \frac{\Delta\Psi}{r} \quad (3.1.3); \quad r = r_{raiz} + r_{tallo} + r_{hoja} \quad (3.1.4); \quad J_w = E \quad (3.1.5)$$

Donde:  $J_w$ : flujo de savia  $\{\text{mmol H}_2\text{O s}^{-1}\}$ ;  $\Delta\Psi$ : fuerza impulsora dada por la diferencia de  $\Psi$  entre el suelo y la hoja  $\{\text{MPa}\}$ ;  $r$ : resistencia hidráulica  $\{\text{mmol}^{-1} \text{s MPa}\}$ ;  $E$ : transpiración  $\{\text{mmol H}_2\text{O s}^{-1}\}$ .

En la ecuación de Van de Honert, cuando el flujo se expresa por unidad de área foliar (*i.e.*,  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), las resistencias se denominan resistencias específicas (*i.e.*,  $\text{mol}^{-1} \text{m}^2 \text{s MPa}$ ). Cabe aclarar que, en esta ecuación, las resistencias se suman porque están en serie (ec. 3.1.4).

También, que debido a que el consumo de agua para la hidratación y metabolismo de la planta es despreciable comparado, con lo que se gasta en transpiración, el flujo de savia es prácticamente igual a la transpiración (ec. 3.1.5). En fisiología vegetal es muy común usar, en vez de la resistencia ( $r$ ), su inversa, que se denomina conductancia hidráulica ( $k_H$ ) –o conductancia hidráulica específica ( $k_L$ )<sup>8</sup> cuando se expresa por unidad de área foliar<sup>9</sup>.

Las ec. 3.1.3 y 3.1.4 consideran todo el SPAC, pero muchas veces es útil analizar sólo lo que ocurre en una fracción de éste. Por ejemplo, si analizamos lo que sucede en el tramo desde el

<sup>8</sup> La  $k_L$  aparece a veces en la bibliografía como “conductancia hidráulica específica foliar”. Ésto resulta engañoso ya que no se sabe si la palabra foliar” califica a “conductancia hidráulica” o a “específica”. Para evitar estas ambigüedades es preferible reservar símbolo “LSC” (por las siglas en inglés de leaf specific conductance) para la conductancia de la hoja (también expresada por unidad de área foliar); y  $k_L$  (aclarando a que porción de la planta o la rizósfera se refiere) para cualquier conductancia específica. Bajo esta convención, que se propone en la tesis LSC sería  $k_{L\text{Hoja}}$  donde el sufijo L denota específico (*i.e.*, expresada por unidad de área foliar).

<sup>9</sup> La conveniencia de usar la conductancia y no la resistencia surge del hecho que se suscita cuando una conductancia toma el valor 0. En este caso la resistencia se hace  $\infty$ , valor con el cual se hace difícil operar matemáticamente.

suelo hasta la hoja, sin tener en cuenta a la atmósfera, la ecuación de Van de Honert toma la siguiente forma (ec. 3.1.6):

$$E = k_L \cdot (\Psi_S - \Psi_L) \quad \{\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}\} \quad (3.1.6)$$

Donde:  $k_L$ : conductancia hidráulica específica correspondiente al tramo suelo-hoja  $\{\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}\}$ ;  $\Psi_S$ : potencial agua del suelo  $\{\text{MPa}\}$ ;  $\Psi_L$ : potencial agua de la hoja  $\{\text{MPa}\}$ .

Debido a que  $k_L$  está formada por dos resistencias en serie ( $r_{\text{suelo}} = k_{L\text{suelo}}^{-1}$ , y  $r_{\text{planta}} = k_{L\text{planta}}^{-1}$ ), y que en los circuitos en serie las resistencias se suman, la ecuación 3.1.6 puede escribirse también como:

$$E = \left( \frac{k_{L\text{suelo}} \cdot k_{L\text{planta}}}{k_{L\text{suelo}} + k_{L\text{planta}}} \right) \cdot (\Psi_S - \Psi_L) \quad (3.1.7)^{10}$$

La  $k_{L\text{planta}}$ , como veremos más adelante, depende de propiedades morfológicas y fisiológicas de los tejidos del tallo y la raíz –sobre todo de la endodermis radical y del xilema, mientras que la  $k_{L\text{suelo}}$  depende de la capacidad del suelo para aportar agua.

La ecuación de Van de Honert es importante porque explica que el  $\Psi_L$  está determinado por la transpiración foliar, además que por el  $\Psi_S$  y la  $k_L$  (Maseda y Fernández, 2006; ec. 3.1.8).

$$\Psi_L = \Psi_S - \frac{E}{k_L} \quad (3.1.8)$$

En la ecuación 3.1.8 podemos ver que  $\Psi_L$  baja más con respecto al  $\Psi_S$ , cuanto mayor es  $E$ ; y se parece más  $\Psi_S$ , cuanto mayor es  $k_L$ .

Por su lado, la transpiración foliar también depende de una ecuación de flujo. Pero en este caso el flujo es de vapor, y el mecanismo es difusivo. La ley que rige la difusión de los gases se denomina Ley de Fick. Esta ley, adaptada a la planta, explica que el flujo transpiratorio es directamente proporcional a la fuerza impulsora, dada por la diferencia de presiones parciales

---

<sup>10</sup> Como en un circuito en serie las resistencias se suman, entonces en un circuito de este tipo y con dos resistencias – $r_a$  y  $r_b$ – se puede realizar la siguiente operación:  $r_{ab} = r_a + r_b = \frac{1}{g_a} + \frac{1}{g_b}$ , y  $g_{ab} = \frac{1}{r_{ab}} = \frac{1}{\left(\frac{1}{g_a} + \frac{1}{g_b}\right)}$ , lo que es lo mismo que  $g_{ab} = \frac{1}{\left(\frac{g_b}{g_a \cdot g_b} + \frac{g_a}{g_a \cdot g_b}\right)}$ , y que  $g_{ab} = \frac{1}{\left(\frac{g_a + g_b}{g_a \cdot g_b}\right)}$ . Por lo que  $g_{ab} = \frac{g_a \cdot g_b}{g_a + g_b}$ .

de vapor entre la atmósfera dentro de la hoja –i.e., el espacio intercelular del mesófilo foliar– y la atmósfera exterior; e inversamente proporcional a la suma de las resistencias estomática y de la capa límite<sup>11</sup> (Campbell y Norman, 1998; ec. 3.1.9).

$$E = \frac{(e_{s(T_L)} - e_a)/P_a}{(g_s^{-1} + g_b^{-1})} = \left( \frac{g_s \cdot g_b}{g_s + g_b} \right) \cdot \frac{D}{P_a} = \left( \frac{g_s \cdot g_b}{g_s + g_b} \right) \cdot \Delta q \quad \{\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}\} \quad (3.1.9)$$

Donde:  $e_{s(T_L)}$ : presión de vapor saturado a la temperatura de la hoja {hPa};  $e_a$ : presión de vapor de la atmósfera {hPa};  $P_a$ : presión atmosférica {hPa};  $g_s$ : conductancia estomática {mmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>};  $g_b$ : conductancia de la capa límite {mmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>};  $D$ : déficit de presión de vapor de la atmósfera a la temperatura de la hoja;  $\Delta q$ : fuerza impulsora de la transpiración como diferencia de presión parcial de vapor.

La conductancia estomática representa el principal mecanismo de control biológico de la transpiración, por lo que, dada su importancia, se tratará en detalle más adelante.

La presión de vapor saturado que aparece en la ec. 3.1.9 se puede calcular mediante la ecuación empírica de Tetten (Buck, 1981; ec. 3.1.10).

$$e_{s(T_L)} = 6,11 \cdot \exp\left(\frac{17,502 \cdot T_L}{T_L + 240,97}\right) \quad \{\text{hPa}\} \quad (3.1.10)$$

Donde:  $e_{s(T_L)}$ : presión de vapor saturado a la temperatura de la hoja;  $T_L$ : temperatura de la hoja en grados C.

En la ley de Fick, aplicada a la transpiración foliar, se asume que la concentración de vapor en la atmósfera interna de la hoja está saturada. Y esto aunque no es absolutamente cierto, es casi cierto. La atmósfera interna de la hoja está comunicada con el exterior por los estomas pero, debido a que la apertura de éstos ocupa una superficie muy pequeña en relación con el volumen de la atmósfera interna, puede afirmarse que ésta atmósfera interna se comporta como de un espacio confinado (Campbell y Norman, 1998). En estas condiciones la humedad relativa de la atmósfera interna está en equilibrio con el agua líquida que embebe las paredes celulares del mesófilo. Esto significa que ambos  $\Psi$ , el del agua líquida de las paredes celulares

---

<sup>11</sup> Las resistencias estomática y de la capa límite también están en serie y por lo tanto se suman.



y el de la atmósfera interna están igualados. La humedad relativa de la atmósfera interna foliar puede ser calculada deduciéndola de la ec. 3.1.2 (ec. 3.1.11):

$$HR_L = \frac{e_L}{e_{s(T_L)}} = \exp\left(\frac{V_w \cdot \Psi_L}{R \cdot T_L}\right) \quad (3.1.11)$$

Donde:  $HR_L$ : humedad relativa de la atmósfera foliar (en tanto por uno);  $e_L$ : presión de vapor en la atmósfera foliar

Si tenemos en cuenta los  $\Psi$  que pueden observarse en hojas en un día de verano veremos que la HR en su espacio intercelular es muy cercana al 100%, aun cuando la planta esté muy estresada hídricamente (tabla 3.1.1). Por esto se considera que la ec. 3.1.9 tiene un alto grado de aproximación, cuando considera como uno de los extremos de la fuerza impulsora  $e_{s(T_L)}$  en lugar de  $e_L$ .

Tabla 3.1.1 Humedades relativas de la atmósfera foliar a 28° C a distintos potenciales hídricos foliares ( $\Psi_L$ ). Los extremos de  $\Psi_L$  corresponden a valores observados a mediodía en plantas de vid con y sin déficit hídrico.

	$\Psi_L$ (MPa)	HR
Planta sin déficit hídrico (con el suelo a capacidad de campo) →	-0,6	0,996
	-0,8	0,994
	-1,0	0,993
	-1,2	0,991
Planta con déficit hídrico →	-1,4	0,990

### 3.2 El modelo símil eléctrico de la conducción del agua en la planta

Las ecuaciones de Fick para la transpiración, y de Van de Honert para el flujo de savia, son, como habíamos indicado, modelos equivalentes a la ley de Ohm para la electricidad (*i.e.*, vinculan un flujo con su fuerza impulsora y con las resistencias que se le oponen). A partir de estas semejanzas, algunos investigadores propusieron modelar la circulación de agua como si fuera un circuito eléctrico. Por ejemplo, Cowan (1972) planteó un modelo “símil eléctrico” que integra en un circuito, los flujos, las resistencias y los componentes energéticos del SPAC.

Este circuito consta de dos mallas, una de las cuales conduce el flujo de agua (E) y la otra el de calor (H; figura 3.2.1). Además, el circuito tiene dos fuentes de potencial –el potencial de la atmósfera ( $\delta_{Atm}$ ) y el potencial del suelo ( $\delta_{Suelo}$ )– ambos negativos y de sentido contrario, y una fuente de corriente –el flujo neto de radiación absorbida ( $\Phi$ )<sup>12</sup>. El circuito también incluye las resistencias que se oponen a los flujos de agua y calor; *i.e.*, la hidráulica de la planta en unidades de vapor ( $g_h^{-1}$ ), la estomática ( $g_s^{-1}$ ), la de la capa límite de la superficie foliar ( $g_b^{-1}$ ) y la resistencia al flujo calórico de la hoja ( $\epsilon r_H$ ).

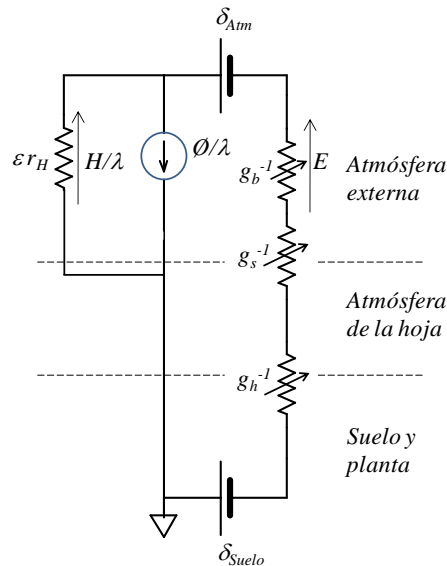


Figura 3.2.1: Análogo eléctrico de la transpiración y el flujo de savia en la planta (adaptado de Cowan, 1972)

El modelo “símil eléctrico” combina los procesos esenciales del transporte de agua en la planta, y prueba, en forma teórica, la interacción que existe entre estos distintos componentes. Debido a que el circuito incluye flujos de calor, de agua y de vapor; y sectores de la planta con distinta temperatura (típicamente la hoja y la raíz), las variables en el modelo deben adecuarse para que el sistema sea físicamente consistente y se cumpla la condición isotérmica.

El modelo es más un marco conceptual, que una herramienta práctica, ya que algunos componentes no son fáciles de obtener por cálculos (Cowan, 1972). Pero permite una

<sup>12</sup> Desde un punto de vista eléctrico una fuente de potencial brinda una diferencia de potencial fija –con respecto al agua pura a la presión atmosférica y a la temperatura de la hoja–; y una fuente de corriente brinda un flujo fijo.

demostración termodinámica de la teoría coheso-tensiva, y converge en una función para el cálculo de la transpiración (E) –cuya deducción se presenta en el punto A.1. del Anexo–, que considera los flujos de masa y energía (ec. A.1.13, A.1.12, A.1.8 y A.1.5).

$$E = \frac{(\varepsilon r_h \cdot \Phi / \lambda) + \delta_{Atm} - \delta_{Suelo}}{\varepsilon r_H + g_h^{-1} + g_s^{-1} + g_b^{-1}} \quad \{\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}\} \quad (\text{A.1.13})$$

$$\varepsilon = \left( \frac{\lambda}{c_p} \right) \cdot \Delta \quad \{\text{mmol}^{-1}\} \quad (\text{A.1.12})$$

$$\delta_{Atm} = (e_{s(T_L)} - e_a) / P_a \quad (\text{A.1.8})$$

$$\delta_{Suelo} = \left\{ e_{s(T_L)} \left[ 1 - \exp \left( \frac{V_w \cdot \Psi_s}{R \cdot T_L} \right) \right] \right\} / P_a \quad (\text{A.1.5})$$

Donde:  $r_h$ : resistencia al flujo calórico ( $\text{m}^2 \text{s}$ );  $\Phi$ : flujo neto de radiación absorbida ( $\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$ );  $\delta_{Suelo}$ : potencial agua del suelo en unidades de vapor;  $\delta_{Atm}$ : potencial agua de la atmósfera en unidades de vapor;  $c_p$ : calor específico del aire a presión constante  $\{29,3 \text{ J} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{C}^{-1}\}$ ;  $T_L$ : temperatura de la hoja (K);  $\lambda$ : calor latente de vaporización  $\{43,7 \cdot 10^3 \text{ J} \cdot \text{mol}^{-1}\}$ ;  $g_h$ : conductancia hidráulica del tramo suelo-hoja en unidades de vapor  $\{\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}\}$ ;  $g_s$ : conductancia estomática  $\{\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}\}$ ;  $\Delta$ : pendiente de la relación entre, la humedad específica del aire saturado, y la temperatura;  $e_{s(T_L)}$ : presión de vapor saturado a la temperatura de la hoja {hPa};  $e_a$ : presión de vapor de la atmósfera {hPa};  $P_a$ : presión atmosférica {hPa};  $V_w$ : volumen molar parcial del agua  $\{18 \cdot 10^{-6} \text{ m}^3 \text{mol}^{-1}\}$ ;  $\Psi_s$ : potencial agua del suelo {MPa};  $R$ : constante universal de los gases  $\{0,00831 \text{ dm}^3 \cdot \text{MPa} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}\}$ ;  $\varepsilon$ : es una constante artificial que surge del producto de  $\frac{\lambda}{c_p}$  por  $\Delta$ .

La ecuación A.1.13 es interesante porque representa otra forma de ver la transpiración –y el flujo de savia en la planta–. Es decir, que cuando calculamos la transpiración sobre sus componentes expresados en equivalentes de vapor, ésta depende de la fuerza impulsora dada por la diferencia de potenciales del suelo, y de la atmósfera; y también del flujo calórico. En la ley de Fick (ec.3.1.9) los aspectos referidos al flujo calórico, que deben tenerse en cuenta para el cálculo de E, están implícitos en la temperatura de la hoja, que como veremos más adelante es consecuencia de su balance energético.

Debe tenerse en cuenta que el modelo “simil eléctrico” es una simplificación y que los flujos de retorno de agua al suelo, que cierran el circuito no existen en la realidad –por lo menos en la escala que tiene en cuenta el sistema, que es el de la planta– y sólo son simulaciones teóricas que permiten cerrar el circuito y operar con la ley de Kirchoff. Como el potencial de referencia es el agua pura, a la presión atmosférica el modelo es consistente desde un punto de vista energético. Esto es como hacer de cuenta que, tanto la rizósfera, como la atmósfera tienen “puesta a tierra” con el potencial de referencia, lo que provoca el cierre del circuito (figura 3.2.1).

Un aspecto sumamente importante que se deriva del modelo de Cowan (1972) es que la hoja está comprendida entre las dos resistencias controladas por la planta ( $g_s$  y  $k_L$ ), y que por lo tanto su estado hídrico ( $\Psi_L$ ) está influenciado por la relación entre ellas<sup>13</sup>.

En este sentido, el modelo establece un marco para poder comparar ambas conductancias. Pero, para que esta comparación sea posible, la conductancia hidráulica ( $k_L$ ) debe expresarse en unidades de conductancia del vapor ( $g_h$ ), a la temperatura de la hoja –por convención.

La  $g_h$  puede calcularse por la ec. A.1.7, cuya deducción matemática se incluye en el punto A.1 del Anexo.

$$g_h = k_L \cdot \frac{(\Psi_S - \Psi_L)}{\left\{ e_{s(T_L)} \left[ 1 - \exp\left( \frac{V_w \cdot \Psi_S}{R \cdot T_L} \right) \right] \right\} / P_a} \quad \{\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}\} \quad (\text{A.1.7})$$

Donde:  $g_h$ : conductancia hidráulica del tramo suelo-hoja en unidades de vapor  $\{\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}\}$ ;  $k_L$ : conductancia hidráulica del tramo suelo-hoja en unidades de vapor en  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ;  $\Psi_S$  y  $\Psi_L$ : los potenciales agua del suelo y la hoja respectivamente  $\{\text{MPa}\}$ ;  $R$ : constante universal de los gases  $\{0,00831 \text{ dm}^3 \cdot \text{MPa} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}\}$ ;  $T_L$ : temperatura de la hoja  $\{\text{K}\}$ ;  $V_w$ : volumen molar parcial del agua expresado como masa  $\{0,018 \text{ dm}^3 \text{mol}^{-1}\}$ ;  $e_{s(T_L)}$ : presión de vapor saturado a la temperatura de la hoja  $\{\text{hPa}\}$ .

La ec.A.1.7 será muy interesante luego en nuestro estudio, pues permitirá comparar la conductancia hidráulica de la planta –que regula el aporte de agua a las hojas– con la

---

<sup>13</sup> La planta puede también, aunque más limitadamente, controlar  $g_b$ , modificando el ancho de sus hojas, la densidad de pelos de su epidermis o plegando sus hojas, por lo que en un sentido estricto debe considerarse que ( $\Psi_L$ ) está influenciado por la relación entre el par  $g_s$ - $g_b$ , y  $k_L$ .

estomática –que limita la pérdida de agua por transpiración–, considerando ambas en unidades físicas y condiciones termodinámicas equivalentes.

### **3.3 El funcionamiento hidráulico de la raíz y del tallo (rol de la endodermis en el flujo radial y del xilema en el axial, ley de Poiseuille, y disfunción del xilema)**

En la ecuación de Van de Honert (1948),  $k_{L\text{Planta}}$  resume la conductancia hidráulica de la planta, desde la superficie absorbente de las raíces, hasta las paredes celulares del mesófilo foliar. Pero, esta conductancia está integrada por las conductancias de los distintos componentes anatómicos del sistema hídrico (ec. 3.1.4). Las conductancias de estos distintos componentes anatómicos –sobre todo los de la raíz y el tallo– dependen de aspectos morfológicos y funcionales de la planta, que es interesante analizar en forma separada.

Partiendo del suelo, la raíz es el primer componente anatómico del sistema de transporte de agua de la planta. Su función primaria es la de extraer agua y nutrientes minerales del suelo, pero también actúa como sostén y como órgano de reserva. En un corte transversal de la raíz de una planta superior, se puede observar que está formada por una epidermis, en contacto con el suelo, una corteza de células meristemáticas y una estela central que reúne los haces vasculares. El agua, para ingresar a la planta, debe atravesar la epidermis y la corteza de la raíz, pasando a la estela, y de esta a los vasos xilemáticos. Para esto, puede seguir dos vías, una apoplástica, a través de las paredes celulares de la epidermis y de la corteza; y otra simplástica, a través de los citoplasmas y plasmodesmos de estos mismos tejidos. Al llegar al límite entre la corteza y la estela, el agua se enfrenta con una barrera apoplástica, formada por una capa de células con las paredes axiales muy suberizadas e impermeables, que se conoce como endodermis –la capa suberizada se denomina banda de Caspary– (Bonnett, 1968). Para atravesar esta barrera, el agua debe seguir un camino transcelular a través de las membranas celulares de la endodermis. La conductividad hidráulica de la membrana celular, formada por fosfolípidos con estructura bicapa, es muy limitada, debido a su carácter hidrófobo –se calcula en el orden de  $10^{-6} \text{ m s}^{-1}$ . Pero debido a que está atravesada por una serie de canales de agua o acuaporinas, su permeabilidad aumenta sustancialmente (en el orden de  $10^{-5} \text{ m s}^{-1}$ ).

Las acuaporinas son canales de transporte pasivo –o sea que la célula no gasta energía metabólica para hacer que el agua los atraviese– que están presentes en las células de todos los seres vivos. En las plantas, son importantes para regular la absorción hídrica radical, participan en el mecanismo de apertura y cierre estomático, y actúan en la absorción celular de CO<sub>2</sub> y NH<sub>3</sub>, lo que es fundamental para la fotosíntesis y la síntesis proteica (Maurel, 2007). Las acuaporinas están formadas por proteínas con una estructura espacial de tetrámeros, que forman un poro con cargas positivas en su superficie interior. Estas cargas, debidas a cationes Cd<sup>+2</sup>, son las responsables del carácter hidrófilo del canal. El paso a través del canal es difusivo y responde a la ley de Fick (ec. 3.3.1).

$$J_w = K_H \cdot A \cdot (C_a - C_s) \quad (3.3.1)$$

Donde: J<sub>w</sub>: flujo de agua (m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>); K<sub>H</sub>: conductividad hidráulica de la membrana (m s<sup>-1</sup>); A: área de membrana (m<sup>2</sup>); C<sub>a</sub>: concentración molar relativa del agua en el apoplasto; C<sub>s</sub>: concentración molar relativa del agua en el simplasto.

El poro es tan angosto que sólo permite el paso de moléculas individuales de agua. Las acuaporinas son canales no selectivos y pueden ser atravesados por otras moléculas hidrófilas pequeñas, aparte de las de agua. En las plantas se encuentran varios tipos de acuaporinas, pero las más frecuentes son las llamadas PIP (*plasma membrane intrinsic proteins*), que atraviesan el plasmalema de las células y las TIP (*tonoplast intrinsic proteins*) que comunican el citoplasma con la vacuola (Maurel, 2007). En las PIP se han observado dos mecanismos de regulación. Uno, causado por el estrés hídrico, que implica la defosforilación de dos residuos conservados de serina, lo que produce el taponamiento del poro. El otro, causado por el anegamiento del suelo –y la caída de pH citoplásmica debida a anoxia–, que produce la protonación de un residuo conservado de histidina –lo que también produce taponamiento– (Törnroth-Horsefield *et al.*, 2006; Hedfalk *et al.*, 2006). Aparentemente, las acuaporinas de la endodermis permanecen cerradas de noche, lo que limita la pérdida de agua de la planta hacia el suelo (Vandeleur *et al.*, 2009), y permite la reparación de vasos xilemáticos embolizados (Kaldenhoff *et al.*, 2008). Ésta, posiblemente sea una de las principales funciones de la endodermis. Otra función importante es la de representar una barrera apoplástica para los iones minerales, evitando que la planta pierda nutrientes hacia el suelo. Para permitir el ingreso de iones minerales, las membranas celulares de la endodermis están atravesadas por

varios tipos de transportadores proteicos de iones, que permiten la absorción de nutrientes, casi siempre mediante el gasto de energía metabólica.

En las raíces, la región apical (de unos 500  $\mu\text{m}$  de longitud) carece de una endodermis bien diferenciada. Pero, esta zona tiene muy baja conductividad hidráulica, debido a que el tejido conductor está apenas diferenciado, por lo que no representa una violación de la barrera simplástica. En este tejido, los lúmenes de los vasos aún no han perdido sus citoplasmas, por lo que el tejido se denomina protoxilema.

Desde el punto de vista hidráulico, en la raíz pueden definirse dos tipos de resistencias. Una, radial, que se opone al paso del agua que ingresa a la raíz desde el suelo y discurre hacia los vasos xilemáticos de la estela; y otra, axial que restringe el tránsito del agua que se mueve por el xilema radical. Con respecto a la resistencia radial, la raíz debe considerarse como un circuito en paralelo y en serie, ya que el agua sigue distintas vías –apoplástica, simplástica y transcelular– para ir del suelo a la estela. Dado que en este transcurso, el agua pasa obligadamente a través de citoplasma celular, la fuerza que la impulsa ( $\Delta\Psi$ ), tiene un componente osmótico (Tyree, 2003b). En sistemas sencillos, y a temperatura constante,  $\Psi$  se genera por acciones combinadas de los potenciales, osmótico ( $\Psi_\pi$ ) y de presión ( $\Psi_p$ ; Kirkham, 2005). Por lo tanto, el  $\Delta\Psi$  que impulsa el agua para entrar en la raíz puede expresarse como:

$$\Delta\Psi = \Delta\Psi_\pi + \Delta\Psi_p \quad (3.3.2)$$

Según la ley de Van't Hoff,  $\Psi_\pi$  es función de la concentración osmolal del medio (Salisbury y Ross, 2000):  $\Psi_\pi = C \cdot RT$  (3.3.3).

Donde:  $\Psi_\pi$ : potencial osmótico (MPa);  $R$ : constante universal de los gases ( $0,00831 \text{ dm}^3 \text{ MPa K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$ );  $T$ : temperatura del agua (K);  $C$ : concentración osmolal de la solución ( $\text{mol kg}^{-1}$  agua ó  $\text{mol dm}^{-3}$  agua, suponiendo una densidad del agua de 1).

Reemplazando la ec. 3.3.2 por su equivalente en 3.3.3:

$$\Delta\Psi = -RT \cdot (C_o - C_i) + (\Psi_{p_o} - \Psi_{p_i}) \quad (3.3.4).$$

Donde: o: es la condición en el suelo; i: es la condición en la raíz.

Según la ecuación clásica de flujo, el caudal de agua que atraviesa radialmente la raíz puede expresarse como:  $F_m = H_{radial} \cdot \Delta\Psi$  (3.3.5).

Donde:  $F_m$ : flujo masivo de agua ( $\text{cm}^3 \text{s}^{-1}$ );  $H_{\text{radial}}$ : conductancia hidráulica radial de la raíz ( $\text{cm}^3 \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ).

El problema con la ecuación 3.3.5 es que  $H_{\text{radial}}$  no es una constante, sino que depende de  $F_m$ , aumentando a medida que aumenta el flujo transpiratorio (Fiscus, 1977; figura 3.3.1).

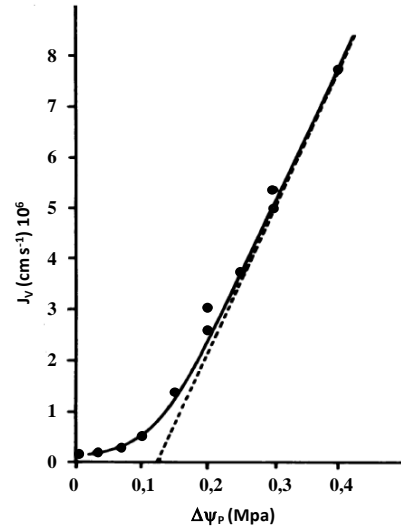


Figura 3.3.1: Densidad de flujo de agua ( $J_v$ ) radial a través del sistema radical de una planta de soja bajo la influencia de diferencias de presión hidrostática aplicadas en una cámara de presión ( $\Delta\Psi_p$ ). La línea de puntos ocurre cuando no existen diferencias de potencial osmótico entre la solución edáfica y la raíz (adaptado de Fiscus, 1977).

Esto se debe a que, considerando la raíz como un sistema osmótico, el flujo de agua está acoplado al flujo iónico por lo que  $\Delta\Psi_\pi$  y  $\Delta\Psi_p$  no tienen la misma influencia sobre  $F_m$  (Tyree, 2003b). Cuando  $\Delta\Psi_p \cong 0$ , un pequeño flujo de agua se mantiene motorizado por  $\Delta\Psi_\pi$ . Por otro lado, a altas  $\Delta\Psi_p$ ,  $\Delta\Psi_\pi \rightarrow 0$  lo que implica una condición estacionaria, en la cual  $F_m$  depende linealmente de la conductividad hidráulica de la raíz. Esto último significa que, en una planta transpirando activamente, las interacciones entre los flujos de soluto y agua no son demasiado importantes y el gradiente hidrostático es la fuerza dominante (Steudle y Peterson, 1998).

Para resolver el problema de falta de independencia entre  $H_{\text{radial}}$  y  $F_m$ , se debe introducir otra constante llamada coeficiente de reflexión ( $\sigma$ ), que mide el impacto relativo de  $\Delta\Psi_\pi$  vs.  $\Delta\Psi_p$  en  $F_m$ . La ecuación de flujo puede así, mejorarse de la siguiente manera:

$$F_m = k_{\text{radial}} \cdot \left[ -\sigma RT \cdot (C_o - C_i) + (\Psi_{p_o} - \Psi_{p_i}) \right] \quad (3.3.6)$$



Donde:  $k_{\text{radial}}$  ( $\text{cm}^3 \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ) sí es una constante, que indica una conductancia radical diferente de  $H_{\text{radial}}$ , ya que se independiza de las acciones diferentes de  $\Delta\Psi_{\pi}$  y  $\Delta\Psi_p$ .

La ecuación de flujo 3.3.6 suele ser expresada como densidad de flujo (*i.e.*, el flujo por unidad de superficie radical), con lo que la conductancia hidráulica se transforma en conductancia hidráulica radial específica ( $L_{\text{pr}}$ ), independiente de la superficie radical en contacto con el suelo (es la pendiente de la línea punteada en la figura 3.3.1). En este caso, la ecuación de flujo queda como:

$$J_v = L_{\text{pr}} \cdot [-\sigma RT \cdot (C_o - C_i) + (\Psi_{p_o} - \Psi_{p_i})] \quad (3.3.7).$$

Donde:  $J_v$ : densidad de flujo de agua en la raíz ( $\text{cm}^3 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ );  $L_{\text{pr}}$ : conductancia hidráulica radial específica de la raíz (el sufijo p denota presión;  $\text{cm}^3 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ).

La constante  $\sigma$  es un número comprendido entre 0 y 1, que revela la permeabilidad de la membrana a los solutos (Nobel, 2005). Un  $\sigma = 0$  indica que la membrana no es selectiva a los solutos, y el flujo de agua y solutos tienen la misma velocidad (es el caso típico del flujo por vía apoplástica). Por el contrario un  $\sigma = 1$  indica una selectividad total *-i.e.*, ningún soluto puede atravesar la membrana, y sólo el agua puede hacerlo (es el caso de un osmómetro perfecto). Las raíces no son osmómetros perfectos y  $\sigma$  toma valores de 0,12 a 0,8, dependiendo de la especie vegetal y del soluto (Steudle y Peterson, 1998).

A diferencia del flujo radial de agua, el flujo axial en el xilema de la raíz responde a una típica ecuación de flujo:

$$F_{\text{axial}} = k_{\text{axial}} \cdot \Delta\Psi \quad (3.3.8)$$

Donde:  $F_{\text{axial}}$ : flujo axial de agua en la raíz ( $\text{cm}^3 \text{s}^{-1}$ );  $k_{\text{axial}}$ : conductancia radical axial ( $\text{cm}^3 \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ).

La  $k_{\text{axial}}$  aumenta a medida que las raíces son más gruesas, viejas y alejadas de los ápices. Esto se debe a que en este tipo de raíces existe mayor cantidad de vasos y éstos son más anchos, al igual que ocurre en el tallo (ver más adelante las implicancias de la ley de Poiseuille).

Experimentalmente se ha demostrado que  $k_{\text{radial}}$  –limitada por la endodermis– puede llegar a ser varios órdenes de magnitud menor que la  $k_{\text{axial}}$  –xilemática. Por ejemplo, en maíz, en raíces de 225 mm de longitud con metaxilema temprano, se midió una  $k_{\text{radial}}$  de  $1,6 \times 10^{-10} \text{cm}^3 \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$  y una  $k_{\text{axial}}$  de  $4,4 \times 10^{-10} \text{cm}^3 \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$  (representando una relación de

aproximadamente 1:3). Pero en raíces más viejas, con predominio de metaxilema tardío, la relación  $k_{\text{radial}}/k_{\text{axial}}$  fue de 1:300 a 1:500 (Tyree, 2003b). Esto significa que la principal resistencia al flujo del agua en la raíz es la resistencia radial –seguida por la axial de los ápices inmaduros–, y no la vascular. Con respecto a esta resistencia radial, en maíz se ha observado, mediante sondas de presión aplicadas en distintos sectores de raíces inmaduras ( $< 1000 \mu\text{m}$  de longitud), que las resistencias están distribuidas entre la corteza y la endodermis en partes iguales; mientras que, en raíces maduras ( $> 2 \text{ mm}$ ), la mayor parte de la resistencia se localiza en la endodermis (Frensch *et al.*, 1996).

Con respecto a la modalidad de normalizar la  $k_{\text{radial}}$  dividiéndola por el área radical, para obtener  $L_{\text{pr}}$ , debe aclararse que es un buen método para medir la eficiencia de las raíces en permitir el paso del agua –hay raíces que son más eficientes que otras. Por ejemplo en el sistema radical de *Zea mays* se observó un  $L_{\text{pr}}$  de  $21 \times 10^8 \text{ m s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ , en *Phaseolus coccineus* de  $2\text{-}8 \times 10^8$  y en *Quercus robur* de  $0,5\text{-}4,8 \times 10^8$ , indicando que las raíces del maíz son más eficientes que las del poroto, y éstas más eficientes que las del roble. No obstante esto, es evidente que en condiciones normales el roble es tan capaz de proveer agua a su canopia como el maíz, por lo que se ve que la variable  $L_{\text{pr}}$  no tiene un sentido ecofisiológico. Resulta más conveniente normalizar  $k_{\text{radial}}$  (ó  $k_{\text{axial}}$ , ó la conductancia total de la raíz,  $k_{\text{raíz}}$ ), dividiéndola por la superficie foliar de la planta (LA), lo que da idea de la capacidad radical de proveer agua a la canopia, cosa que tiene un mayor sentido ecofisiológico. Dividiendo las conductancias  $k$  por LA, éstas se transforman en conductancias específicas ( $k_L$ , donde el sufijo L denota que es una conductancia específica *i.e.*, por unidad de área foliar). El sentido ecofisiológico de usar  $k_L$  raíz en lugar de  $L_{\text{pr}}$  se justifica al recordar que es un componente de la ecuación de Van de Honert que explica el flujo de agua en el SPAC (ec. 3.1.3 y 3.1.4) y por lo tanto define en parte el valor del  $\Psi_L$  (ec. 3.1.7), del que dependen aspectos tan importantes como la turgencia y la expansión foliar (Tyree, 2003b).

La conductancia hidráulica del tallo responde a los mismos mecanismos que la conductancia axial de la raíz, ya que el agua se mueve por el mismo tejido xilemático; por lo que la  $k_{\text{tallo}}$  responde a la misma ley de flujo que la  $k_{\text{axial}}$  de la raíz (ec. 3.3.8). En general, como no existe una diferencia marcada entre la cantidad y diámetros de conductos xilemáticos de la raíz y del tallo, la  $k_{\text{tallo}}$  es del mismo orden de magnitud que la  $k_{\text{axial}}$  de la raíz. Lo mismo puede decirse

de las hojas. Por ejemplo, en *Quercus rubra* se han medido  $k_{L\text{ hoja}}$  de  $9 \times 10^{-5} \text{ kg agua s}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ MPa}^{-1}$  (Tyree y Zimmermann, 2002),  $k_{L\text{ tallo}}$  de  $10 \times 10^{-5} \text{ kg agua s}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ MPa}^{-1}$  y  $k_{L\text{ raíz}}$  de  $6 \times 10^{-5} \text{ kg agua s}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ MPa}^{-1}$  (Nardini *et al.*, 2005). En la vid que es una especie de menor envergadura y con vasos muy anchos se han medido  $k_{L\text{ raíz}}$  de  $6 \times 10^{-4} \text{ kg agua s}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ MPa}^{-1}$  (Alsina *et al.*, 2011).

La conductividad de tallo  $K_{H\text{ tallo}}$  –y por extensión la  $K_{H\text{ axial}}$  de la raíz– es equivalente a la suma de las conductividades de los vasos y traqueidas xilemáticos que pueden apreciarse en un corte transversal del órgano<sup>14</sup>, y que son conductos aproximadamente cilíndricos y huecos. Debido a esto,  $K_{H\text{ tallo}}$  está determinada por la ley de Poiseuille que establece que, en tubos cilíndricos, la conductividad a líquidos es proporcional a la cuarta potencia del radio del conducto e inversamente proporcional a, la viscosidad del líquido que lo atraviesa, y a, la longitud del tubo (ec. 3.3.9 y 3.3.10; Tyree y Zimmermann, 2002):

$$K_{H\text{ tallo}} = \sum_{i=1}^n \frac{\pi \cdot r^4}{8 \cdot \eta \cdot L} \quad (3.3.9); \quad F_{\text{tallo}} = \left( \sum_{i=1}^n \frac{\pi \cdot r^4}{8 \cdot \eta \cdot L} \right) \cdot \Delta\Psi \quad (3.3.10)$$

Donde:  $K_{H\text{ tallo}}$ : es la conductividad hidráulica del tallo o sea la conductancia ( $k_H$ ) por unidad de longitud del conductor  $\{\text{cm}^3 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}\}$ ;  $r$ : radio de cada vaso o traqueida xilemáticos  $\{\text{cm}\}$ ;  $\eta$ : viscosidad del agua a la temperatura de la raíz (a 20° C es de  $10^{-9} \text{ MPa s}$ );  $L$ : longitud de la raíz  $\{\text{cm}\}$ ;  $F_{\text{tallo}}$ : flujo de agua en el tallo  $\{\text{cm}^3 \text{ s}^{-1}\}$ .

En la realidad  $K_{\text{tallo}}$  es algo menor que la calculada teóricamente por la ley de Poiseuille, aunque se mantiene dentro del mismo orden de magnitud (Martre *et al.*, 2000). Esto ocurre porque las cribas al final de vasos, o los extremos de las traqueidas, suman una resistencia adicional. Sin embargo en lianas, como la vid, que tienen vasos muy largos ( $> 1 \text{ m}$ ), la conductancia teórica calculada por Poiseuille, representa una aproximación bastante ajustada de la conductancia real (Tyree y Zimmermann, 2002).

El hecho de que la conductancia hidráulica dependa de la cuarta potencia del radio de los conductos, tiene implicancias dramáticas sobre la capacidad del tallo para conducir agua, cuando disminuye la sección de los vasos. Por ejemplo, si un vaso disminuye en su radio sólo

---

<sup>14</sup> Como los conductos de agua formados por vasos están en el xilema, en una disposición “en paralelo”, la conductividad hidráulica total del tallo es igual a la suma de las conductividades de cada vaso (Campbell y Norman, 1998).

un 15%, su conductancia hidráulica disminuye un 48%<sup>15</sup>. Esto es importante porque explica un fenómeno, que se da bajo estrés hídrico, y que al final provoca la reducción del tamaño de la planta y del área foliar. Cuando hay estrés hídrico, el tejido cambial recibe señales hormonales de ABA desde las raíces, lo que hace que se generen elementos de vaso xilemático más estrechos y cortos (Little y Savidge, 1987); esto trae aparejado una disminución aguda de la conductancia hidráulica del tallo, con la consiguiente reducción de la oferta de agua a la planta; la disminución de la oferta de agua causa una disminución del  $\Psi_L$  (ver ec. 3.1.7) lo que a su vez causa una caída de la turgencia celular ( $\Psi_p$ ); y esto provoca una disminución del crecimiento vegetativo. Este mecanismo es el responsable de la formación de anillos de crecimiento en los forestales de clima templado. Durante la primavera, cuando no hay déficit hídrico, el cambium genera un xilema con vasos y traqueidas anchos (y con paredes angostas) que son muy eficientes para conducir savia; luego en el verano cuando la planta sufre déficit hídrico se producen vasos angostos cuya capacidad de conducir agua se reduce drásticamente. Esta alternancia de crecimiento anual es la que genera los anillos de crecimiento (Tyree y Zimmermann, 2002). Si los vasos de primavera pierden capacidad de conducir savia bajo situaciones de déficit hídrico severo –debido a la cavitación–, a los vasos angostos de verano se les hace difícil mantener una oferta de agua adecuada. En estas condiciones la planta deja de crecer y en ocasiones incluso se segmenta, perdiendo parte de su área foliar.

Como hemos visto un sistema conductor eficiente requiere un xilema no necesariamente con muchos vasos, pero sí con vasos bien anchos; lo que permite el mantenimiento de un  $\Psi_L$  más alto y mayor crecimiento. Parece que, para la planta, lo más importante sería contar con vasos lo más anchos posibles. Antes se pensaba que esto está limitado por el hecho de que la vulnerabilidad a la cavitación aumenta a medida que los vasos son más anchos. Las plantas deben establecer, por lo tanto, un compromiso entre eficiencia hidráulica y seguridad (Tyree y Zimmermann, 2002). La cavitación es una disfunción xilemática, que consiste en la formación de burbujas de vapor dentro de algunos de los vasos. Esto se produce a muy bajos  $\Psi$ , lo que provoca la rotura de la vena líquida (lo que se denomina embolia) y la pérdida total

---

<sup>15</sup> Desde otro punto de vista, hacen falta 16 vasos de 10  $\mu\text{m}$  de diámetro para igualar la conductancia de un vaso de 20  $\mu\text{m}$  de diámetro.

de conductividad hidráulica del vaso<sup>16</sup>. El accidente se inicia con el ingreso de una burbuja minúscula de aire, a través de un poro de la pared lateral del vaso. Esto provoca la rotura del estado líquido metaestable, con la formación brusca de una burbuja de vapor, que llena una porción del vaso (Tyree y Zimmermann, 2002). La vaporización brusca produce un chasquido que puede ser detectado por sensores de ultrasonido<sup>17</sup>. Hoy se sabe que la vulnerabilidad a la cavitación no aumenta con el diámetro del lumen de los vasos. Hacke y Sperry (2001) mostraron que la variable crítica es el diámetro de las puntuaciones más grandes de las paredes de los elementos de conducción. En Angiospermas esto está asociado con el cociente entre el diámetro del lumen y el espesor de las paredes de los vasos lo que se explica por la necesaria resistencia mecánica a la implosión (Hacke *et al.*, 2001 b).

La vulnerabilidad a cavitarse del xilema puede determinarse en un trozo de tallo mediante curvas de cavitación. Éstas relacionan el  $\Psi$  xilemático con el porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica ( $\Delta K_H$ ). Las mediciones se pueden realizar con una cámara de cavitación, que es como una cámara de Schölander, pero con dos tapas perforadas ajustables –una en cada extremo–, de manera que puede hacerse pasar a través de ella un trozo de tallo. Luego el tallo, con la cámara de cavitación adosada, se coloca en un banco para medir conductividad hidráulica ( $K_H$ ), inyectándole agua a presión por un extremo. Para construir la curva, se miden las  $K_H$ , a medida que se inyecta aire, a presión conocida, por un lateral de la cámara de cavitación (Cochard *et al.*, 1992). La cámara simula, bajo presión, la embolia que en la naturaleza se produce bajo succión.

Las curvas de cavitación tienen una forma sigmoide invertida, con una meseta inicial, que representa la ausencia de cavitación a bajos  $\Psi$ . Luego de traspasado un cierto umbral de  $\Psi$ , la cavitación aumenta más o menos linealmente a medida que  $\Psi$  baja, hasta que se alcanza el

---

<sup>16</sup> La cavitación produce embolia vascular, pero los dos términos no son sinónimos: el primero se refiere al cambio de estado de agua a vapor dentro del vaso, y el segundo a su consecuencia fisiológica (*i.e.*, la pérdida de conductividad hidráulica).

<sup>17</sup> En sentido estricto, dada la tensión en el xilema, el agua puede pasar de estado líquido a gaseoso y así, el conducto (vaso o traqueida) pierde su conductividad hidráulica. Este sistema puede volver a ser funcional cuando la tensión disminuya y aumente la cohesión entre moléculas de agua. En el caso de que el conducto sea ocupado por una burbuja de aire, la estabilidad de la misma dependerá de la tensión y de los tamaños del poro. De esta manera, la capacidad de reparación dependerá de distintos mecanismos específicos para cada caso (Cochard, 2006).

máximo nivel de cavitación, con la máxima pérdida de  $K_H$ , más allá del cual no importa cuánto siga bajando  $\Psi$  (Figura 3.3.2).

Las curvas de cavitación varían entre las distintas especies de plantas, tanto en lo que respecta a la amplitud de la meseta inicial, como en lo referido a la pendiente (figura 3.3.2). Por ejemplo, el arce y la vid no difieren demasiado en la pendiente de la curva pero mientras la vid comienza a cavitarse a  $\Psi$  muy altos (*e.g.*, -0.2 MPa), el arce sólo lo hace por debajo de -2 MPa (figura 3; Tyree y Zimmermann, 2002; Alsina *et al.*, 2007). Se puede decir, entonces, que la vid es más vulnerable a cavitarse, que el arce. En general, las distintas especies regulan durante el día su conductancia estomática para evitar cavitaciones catastróficas, con lo que sufren, a lo sumo,  $\Delta K_H < 10\%$  (Nardini y Salleo, 2000). No obstante bajo estrés hídrico grave y prolongado, la cavitación puede llegar a ser catastrófica y la planta puede morir. Algunas lianas, como la vid, han priorizado, durante su evolución, un xilema muy eficiente para conducir agua, logrando tener vasos muy anchos – en la vid, los vasos que aportan el 95% de la  $K_H$  tienen un diámetro promedio de 85  $\mu\text{m}$  de diámetro comparados con 75  $\mu\text{m}$  en el arce y 15  $\mu\text{m}$  en muchas coníferas (Tyree y Zimmermann, 2002). Esto, asociado muy probablemente a no haber logrado mantener una relación favorable entre el espesor de las paredes y el lumen de sus vasos, acarrió como costo, una alta vulnerabilidad a cavitarse –la vid en un día normal de verano y sin déficit hídrico edáfico, puede llegar a  $\Psi$  de -0,6 MPa, con cavitaciones que significan alrededor de un 20% de  $\Delta K_H$  (Alsina *et al.*, 2007). Debido a esto, la vid y otras lianas similares, han desarrollado en compensación, mecanismos de reparación xilemática, como la generación de presión radical nocturna (Sperry *et al.*, 1987).

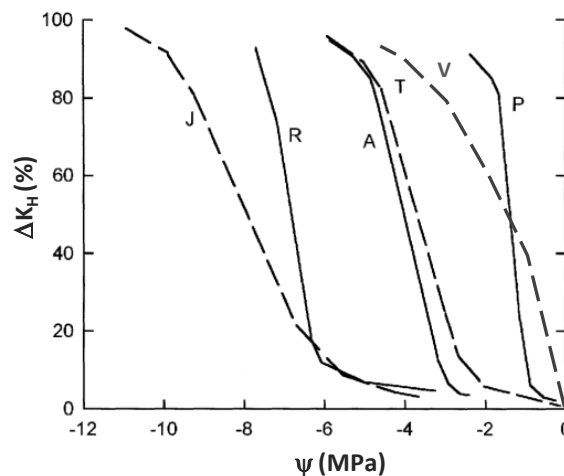


Figura 3.3.2: Curvas de vulnerabilidad a cavitación en seis especies de plantas: *Juniperus virginiana* (J), *Rhizophora mangle* (R), *Acer saccharum* (A), *Thuja occidentalis* (T), *Vitis vinifera* (V) y *Populus deltoides* (P);  $\Delta K_H$ : pérdida de conductividad hidráulica (adaptado de Tyree y Zimmermann, 2002; y Alsina *et al.*, 2007).

Hasta aquí, en este apartado, nos hemos referido a la conductancia hidráulica del tallo y la raíz como parámetros fijos, determinados por características morfológicas (*e.g.*, largo y ancho de los vasos xilemáticos, densidad de raíces, relaciones entre superficie foliar o de raíces y capacidad conductora; características de las membranas radicales), y a lo sumo limitadas por la disfunción que significa la cavitación. Pero, en rigor de verdad, estas conductancias no son constantes a lo largo del día, y varían por acción de varios fenómenos, haciendo que la conductancia hidráulica de la planta ( $k_{L\text{Planta}}$ ) a mediodía prácticamente duplique la nocturna (Tyree y Zimmerman, 2002). La principal responsable de esta variación es la actividad de las acuaporinas de la raíz. Estos canales de agua pueden reducir la conductancia radial de la raíz ( $L_{pr}$ ) en más de un 70% (Steudle y Peterson, 1998). En vid se ha observado que la conductancia hidráulica depende de la expresión génica de acuaporinas PIP –que varía con los cultivares y el nivel de estrés hídrico (Vandeleur *et al.*, 2009). La máxima  $L_{pr}$  se da un par de horas después del mediodía, mientras que durante la noche mantiene un nivel mínimo (figura 3.3.3).

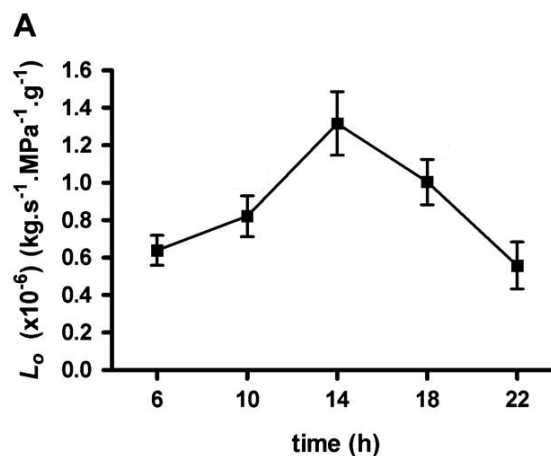


Figura 3.3.3: Variación diaria de la conductancia hidráulica radial de la raíz, normalizada por el peso de las raíces ( $L_0$ ) en *Vitis vinifera* (Vandeleur *et al.*, 2009).

La conductancia hidráulica de la planta, según la ley de Poiseuille, está limitada en parte por la viscosidad del agua, variable que depende de la temperatura (ver ec. 3.3.10). Pero, el aporte de

la temperatura es bastante insignificante para explicar las variaciones diarias de  $k_L$  Planta. Diariamente se pueden dar diferencias de temperatura en los tallos de unos  $10^\circ\text{C}$ , entre el día y la noche, y esto puede significar un aporte del 2 al 3% en el aumento matutino de la conductancia hidráulica (Tyree y Zimmermann, 2002). Por último, se ha reportado un posible efecto del pH y de la concentración de iones sobre la variación diaria de la conductancia hidráulica del xilema, debido al efecto que tienen estas variables sobre la afinidad por el agua de hidrogel de pectina, que limita el paso de la savia en la laminilla media de los poros, en los extremos de los vasos xilemáticos. A medida que el día transcurre y aumenta la demanda evaporativa de la atmósfera, se producen aumentos en el pH y en la concentración de iones como el  $\text{K}^+$ , en la savia, debido a la actividad celular relacionada con la bomba de protones y los canales iónicos. Estos aumentos de pH e iones causan una disminución en la conductancia hidráulica del xilema (Zwieniecki, 2001), en un orden de magnitud que aparentemente compensa el aumento debido a la disminución de la viscosidad del agua por el aumento de temperatura (Tyree y Zimmermann, 2002). De todas maneras la relación entre conductancia hidráulica y pH aún no está del todo clara y es sujeto de controversias (Van Ieperen, 2007). Lo que se sabe es que el mecanismo tendría más relevancia en situaciones de estrés hídrico severo y en especies con vasos cortos.

### **3.4 El mecanismo de ajuste estomático**

#### *3.4.1 La regulación osmótica de las células oclusivas*

La transpiración es un fenómeno difusivo, por el cual el vapor atraviesa los estomas, que son poros microscópicos situados en la epidermis de las hojas, en las plantas terrestres. El flujo transpiratorio, como se vio antes, y de acuerdo con la ley de Fick, es impulsado por la diferencia de presiones parciales de vapor entre la hoja y la atmósfera, y limitado por la conductancia estomática (ec. 3.1.9). El ingreso de  $\text{CO}_2$ , indispensable para la fijación fotosintética del carbono, se realiza también en forma difusiva y a través de los mismos estomas. Si los estomas permanecieran siempre abiertos, las plantas perderían tanta agua que podrían morir por deshidratación; por otro lado si se cerraran indiscriminadamente para evitar la pérdida de agua, las plantas morirían por falta de asimilación. Las plantas han evolucionado para mantener un compromiso favorable entre transpiración y asimilación de carbono, y para



ello han desarrollado un mecanismo sumamente sensible que les permite abrir y cerrar los estomas, rápidamente y en forma reversible, ante una serie de estímulos.

La apertura estomática se produce cuando ingresa agua y aumenta la turgencia de las células oclusivas, como consecuencia de la disminución de su potencial osmótico. La disminución del potencial osmótico se produce por el ingreso de iones como  $K^+$  y  $Cl^-$ ; por la síntesis de malato; y por el desdoblamiento de almidón en las células oclusivas (Assman y Shimazaki, 1999). Debido a la forma de riñón o de clavija de estas células, y a que tienen engrosadas las paredes que limitan con el poro estomático, el aumento de turgencia provoca que las células se arqueen y el poro estomático se abra. Cuando se pierden iones se produce el mecanismo inverso y el estoma se cierra. Los estímulos que desencadenan el mecanismo, provocando la apertura o cierre, son de índole ambiental y endógena e incluyen a la luz, la concentración foliar interna de  $CO_2$ , la temperatura, el estado hídrico de la hoja y la presencia de hormonas vegetales, especialmente ABA. La luz –en especial la luz azul, y secundariamente la luz roja- provoca la apertura de los estomas al activar la  $H^+$ -ATPasa que bombea protones a través de las membranas de las células oclusivas hacia el apoplasto (Assman *et al.*, 1985; Zeiger y Hepler, 1977). La pérdida de  $H^+$  en el citoplasma crea un gradiente eléctrico que provee la fuerza impulsora para la absorción de  $K^+$ , a través de canales iónicos que también son activados (Zeiger *et al.*, 2002). La luz azul también incrementa la actividad de la enzima PEP carboxilasa, que produce el precursor del malato –el ácido oxaloacético. Las fototropinas phot1 y phot2 actúan como fotorreceptores de la luz azul en las células oclusivas (Oghishi *et al.*, 2004; Briggs y Christie, 2002; Kinoshita *et al.*, 2001); y los pigmentos fotosintéticos y la zeaxantina actúan como fotorreceptores de la luz roja –las células oclusivas de los estomas son las únicas entre las epidérmicas que tienen cloroplastos– (Zeiger *et al.*, 2002; Assman y Shimazaki, 1999).

La hormona ABA, asociada a situaciones de estrés hídrico, en su forma protonada, produce la inhibición de la bomba de protones dependiente de la luz azul (Goh, *et al.*, 1996; Assman y Shimazaki, 1999). Cuando las raíces perciben la escasez de agua en el suelo, liberan ABA, que es transportada a las hojas por la corriente xilemática. Concomitantemente se produce un aumento del pH apoplástico (de 6,3 a 7), por una reducción de la actividad de la  $H^+$ -ATPasa, que provoca un aumento de la disponibilidad del ABA protonado (H-ABA), en el entorno de

las células oclusivas (Wilkinson y Davis, 1997). Las membranas son permeables al H-ABA, por lo que éste penetra en las células oclusivas y se une a proteínas receptoras en la membrana plasmática y en el citoplasma. Esto eleva el pH del citosol, bloquea la bomba de protones y activa los canales de Ca, haciendo que aumente la concentración de  $\text{Ca}^{+2}$  libre en el citosol, por afluencia desde afuera de la célula, y desde la vacuola. Ésto, a su vez, provoca la pérdida de  $\text{K}^{+}$  y  $\text{Cl}^{-}$ , lo que conduce a la pérdida de turgencia de las células oclusivas, y causa el cierre del estoma (Assman y Shimazaki, 1999).

Los estomas también son sensibles a la concentración interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ) –*i.e.*, el  $\text{CO}_2$  en los espacios intercelulares del mesófilo–, y se abren cuando esta concentración baja (Mott, 1988). El mecanismo de detección del  $\text{CO}_2$ , se basa en que una alta concentración de malato cerca de las células oclusivas, o en su interior, activa el canal aniónico GCAC1 de las células oclusivas. Esto provoca el ingreso de malato, lo que a su vez retroalimenta el mecanismo (Hedrich y Marten, 1993). El aumento de la concentración interna de malato, disminuye el  $\Psi$  de las células oclusivas y aumenta su turgencia, lo que desencadena la apertura estomática. La causa del aumento inicial de malato en el entorno de las células oclusivas se relaciona con la actividad fotosintética de las células del mesófilo y en algunos casos de las propias células oclusivas –una fotosíntesis intensa provoca una alta concentración de malato, a la vez que deprime los niveles de  $C_i$ .

### 3.4.2 *El control de la conductancia estomática por el balance hídrico*

A partir de la concentración de solutos que alcanzan las células oclusivas, por efecto de los factores ambientales y bióticos que se indicaron (*i.e.*, luz,  $C_i$  y H-ABA), estas absorben una cierta cantidad de agua. Esta agua produce una cierta turgencia; y esta turgencia se traduce en una determinada conductancia estomática ( $g_s$ ). Esto ocurre mediante una serie de equilibrios hidráulicos y mecánicos que se establecen entre los estomas, el resto de la planta y el ambiente hídrico circundante (atmosférico y edáfico).

Conociendo cómo juegan estos factores es posible describir el mecanismo de control estomático por el balance hídrico. Diversos investigadores han desarrollado un sinnúmero de modelos matemáticos que explican el cierre estomático, pero la mayoría de los que tienen ventajas prácticas son parcial o totalmente empíricos (Damour *et al.*, 2010). Para probar las

relaciones entre estado hídrico y cierre estomático, seguiremos en cambio el modelo de Buckley (2005), que es estrictamente mecanístico y considera a las variables implicadas según su función.

En primer lugar, debe tenerse en cuenta como hecho fundamental, que la turgencia de la epidermis ejerce una influencia sobre la apertura estomática ( $a_s$ ). Y, aunque parezca extraño, la turgencia de la epidermis juega en sentido contrario a la turgencia de las células oclusivas. Una mayor turgencia de la epidermis ( $\Psi_{pe}$ ) tiende a cerrar el estoma –mientras que una mayor turgencia de las células oclusivas ( $\Psi_{pg}$ ) tiende a abrirlo (figura 3.4.1)–. Esto es lo que se conoce como “ventaja mecánica de la epidermis”, fenómeno que fue observado hace más de cien años por Francis el hijo de Charles Darwin, y luego reiteradamente por otros investigadores en distintas especies de plantas (Buckley, 2005; Mott y Franks, 2001; Franks *et al.*, 1998; Franks *et al.*, 1995; DeMichele y Sharpe, 1972; Darwin, 1898), y que tiene serias implicancias sobre el comportamiento de los estomas. El fenómeno es variable según la magnitud que alcance  $\Psi_{pe}$  y responde, en forma simplificada, a la siguiente función (Buckley, 2005; Franks *et al.*, 1998; figura 3.4.1):

$$a_s = b \cdot [(\Psi_{pg} - \Psi_{pe}) - M \cdot \Psi_{pe}] \quad (3.4.1)$$

Donde:  $a_s$  es la apertura estomática (*e.g.*,  $\mu\text{m}$ );  $b$ : es una constante de proporcionalidad y  $M$ : es la ventaja mecánica de la epidermis.

La constante  $M$  es adimensional y en *Vicia faba*, una especie “estándar” para estudios estomáticos, se ha calculado que puede tomar un valor de aproximadamente 0,98 (Buckley *et al.*, 2003).

Como puede verse en la ec. 3.4.1 el efecto de la epidermis, intentando cerrar el estoma cuando las células oclusivas intentan abrirlo, es mayor a altos niveles de turgencia de la epidermis.

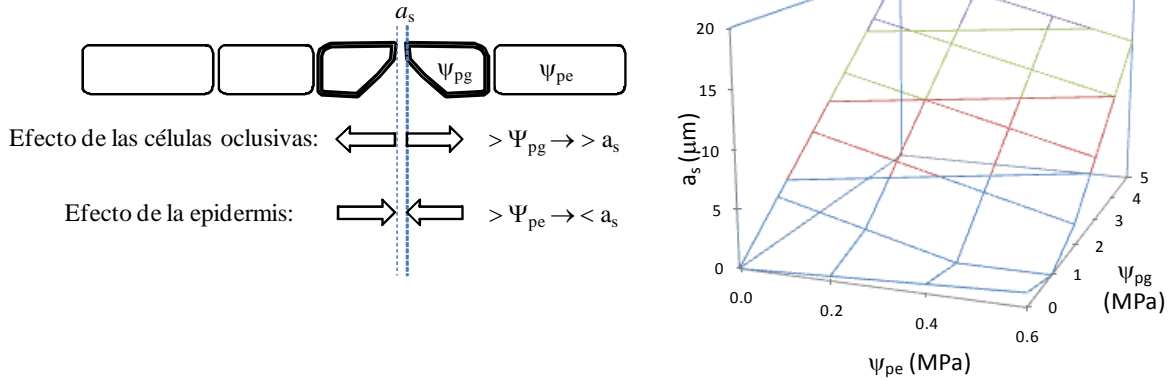


Figura 3.4.1: Efecto de la turgencia de las células oclusivas ( $\Psi_{pg}$ ) y de la turgencia de la epidermis ( $\Psi_{pe}$ ) sobre la apertura estomática ( $a_s$ ; según Buckley, 2005).

Teniendo en cuenta los componentes del potencial hídrico,  $\Psi_{pg}$  y  $\Psi_{pe}$  pueden expresarse como:

$$\Psi_{pg} = \Psi_g - \Psi_{\pi g} \quad (3.4.2) \quad ; \quad \Psi_{pe} = \Psi_e - \Psi_{\pi e} \quad (3.4.3)$$

Donde:  $\Psi_g$  y  $\Psi_e$  son los potenciales hídrico de las células oclusivas y epidérmicas respectivamente; siendo  $\Psi_e \cong \Psi_L$ ;  $\Psi_{\pi g}$  y  $\Psi_{\pi e}$  son los potenciales osmóticos de las células oclusivas y epidérmicas respectivamente.

Por otro lado, por la ley de Van't Hoff:  $\Psi_{\pi g} = -n_g \cdot RT/V_g$  (3.4.4)

Donde:  $n_g$  es la cantidad de moles de osmolitos en las células oclusivas *-i.e.*,  $[K^+]$ ;  $[Cl^-]$ ;  $[malato^-]$ ;  $[azúcares^-]$ , y  $V_g$  el volumen que alcanza la célula oclusiva y que depende de su elasticidad y del agua absorbida<sup>18</sup> –rigurosamente sería el peso del solvente. Si  $n_g$  aumenta (*e.g.*, por un aumento de la luz azul o una disminución del H·ABA),  $\Psi_{\pi g}$  disminuye y  $\Psi_{pg}$  y  $V_g$  aumentan –al ingresar agua por ósmosis– hasta que  $\Psi_g$  iguala  $\Psi_L$ .

Con respecto al potencial osmótico de la epidermis ( $\Psi_{\pi e}$ ), puede decirse que se mantiene prácticamente constante a lo largo del día y en el largo plazo equivale al de la hoja ( $\Psi_{\pi L}$ ; Nonami *et al.*, 1990; Frensch y Schulze, 1988).

<sup>18</sup> Esta ecuación es aproximada, ya que rigurosamente debería aparecer en ella el peso y no el volumen del solvente; ya que la presión osmótica, según la ley de Van't Hoff depende de la osmolalidad de la solución.

Por otro lado  $\Psi_e$  y  $\Psi_g$ , según la ecuación de van de Honert (1948) para el flujo de agua, pueden expresarse como:

$$\Psi_e = \Psi_s - f_e \cdot r_e \cdot E \quad (3.4.5); \text{ y } \Psi_g = \Psi_e - f_g \cdot r_g \cdot E \quad (3.4.6; \text{ figura 3.4.2}).$$

Donde:  $\Psi_s$  es el potencial hídrico del suelo;  $f_e$  y  $f_g$  son las fracciones de la transpiración total de la hoja ( $E$ ), correspondientes a la epidermis y mesófilo ( $f_e$ ), por un lado; y al estoma ( $f_g$ ), por el otro; de manera que,  $f_e + f_g = 1$ .

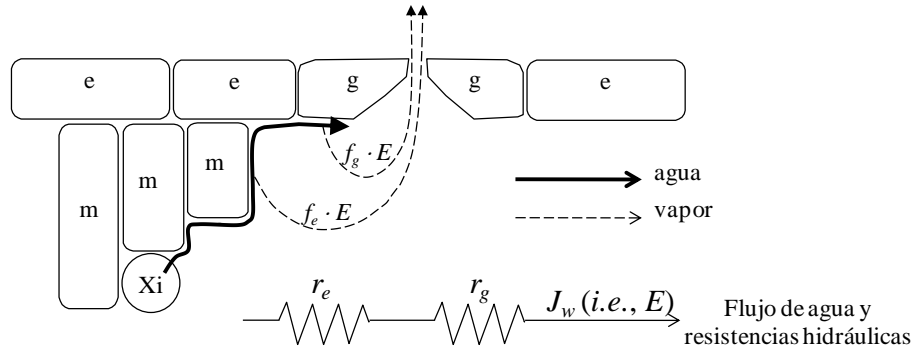


Figura 3.4.2: Esquema de los flujos de agua y de vapor en la hoja (la transpiración cuticular se considera despreciable).

Además la transpiración en las eq. 3.4.5 y 3.4.6 equivale a la eq. 3.4.7, según la ley de Fick:

$$E = g_s \cdot [(e_{s(T_L)} - e_b)/P_a] = g_s \cdot \frac{D_b}{P_a} \quad (3.4.7)$$

Donde:  $e_b$  es la presión de vapor de la capa límite por encima de la apertura estomática y  $D_b$  es el déficit de presión de vapor en la capa límite a la temperatura de la hoja.

Considerando que  $g_s$  está linealmente asociada a  $a_s$ , por lo que puede expresarse como:

$$g_s = b_1 \cdot a_s \quad (3.4.8); \text{ y sustituyendo 3.4.1 por su equivalente en 3.4.8:}$$

$$g_s = \chi [(\Psi_{pg} - \Psi_{pe}) - M \cdot \Psi_{pe}] \quad (3.4.9);$$

Donde:  $\chi$  es una constante de proporcionalidad ( $\chi = b \cdot b_1$ ) que significa el factor de escala turgencia-conductancia y cuyas unidades son idénticas a las de la conductancia hidráulica i.e.,  $\{\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}\}$ . En *Vicia faba*, una especie “estándar” para estudios estomáticos, se ha

calculado que  $\chi$  puede ser de aproximadamente  $105 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$  (Buckley *et al.*, 2003).

Luego, sustituyendo las ec. 3.4.9, por sus equivalentes en las ec. 3.4.2, 3.4.3, 3.4.5 y 3.4.6 y 3.4.7; y luego de una serie de operaciones matemáticas que se incluyen en el punto A.2 del Anexo, se obtiene  $g_s$ , de acuerdo al modelo mecánico de Buckley, Mott y Farquhar (2005):

Modelo de Buckley, Mott y Farquhar (Buckley *et al.*, 2003)

$$g_s = \frac{\chi \cdot (-\Psi_{\pi g} + \Psi_{\pi e} - M \cdot \Psi_s + M \cdot \Psi_{\pi e})}{1 - \chi \cdot (M \cdot k_L^{-1} - f_g \cdot r_g) \cdot \frac{D_b}{P_a}} \quad (3.4.10; \text{Buckley, 2005})$$

En el modelo  $g_s$  depende de la demanda evaporativa –a mayor  $D_b$ , menor  $g_s$ –. Aunque  $D_b$  no representa en realidad la demanda evaporativa de la atmósfera, sino la de la capa límite. Esta imposibilidad de haber llegado hasta la atmósfera exterior, tal vez represente la mayor limitación del modelo.

El modelo además indica que  $g_s$  también depende de la conductancia hidráulica de la planta, *i.e.*, la oferta de agua de la planta –a menor  $k_L$ , menor  $g_s$ –, lo cual es lógico. El estado hídrico del suelo ( $\Psi_s$ ), en cambio, incide en forma paradójica ya que  $g_s$  es más grande cuanto más seco está el suelo –si todas las otras variables se mantienen constantes. Esto se debe a que la ventaja mecánica de la epidermis es altamente dependiente del potencial agua del suelo (ver ec. A.2.3 del Anexo). Cuando el suelo está más húmedo aumenta la turgencia de la epidermis, y se hace mayor el efecto de la presión que ésta ejerce sobre las células oclusivas, intentando cerrar los estomas.

Teóricamente el déficit de presión de vapor de la capa límite – $D_b$ – puede ir desde valores muy cercanos a 0, cuando  $e_b$  iguala a  $e_{s(T_L)}$  –*e.g.*, en hojas muy anchas, con una situación de muy alta humedad atmosférica y sin viento–; hasta casi igualar el déficit de presión de vapor de la atmósfera – $D$ –, cuando  $e_b$  se hace igual a  $e_a$  –*e.g.*, en hojas angostas y con mucho viento que barra la capa límite y evite la estratificación del aire sobre la superficie foliar. Esto tiene implicancias importantes sobre el control estomático por el balance hídrico. Por ejemplo, en el primer caso, cuando  $D_b \rightarrow 0$ ,  $g_s$  se desacopla de la atmósfera y deja de depender de  $k_L$ . En este caso, solo depende del potencial agua del suelo, del potencial osmótico de las células oclusivas, del potencial osmótico de la epidermis y de la ventaja mecánica de la epidermis.

Este desacople de  $g_s$  con respecto al  $D$  atmosférico ha sido observado experimentalmente a altas humedades de la atmósfera por ejemplo en eucalipto (Prior *et al.*, 1997).

En el caso contrario, cuando  $D_b \rightarrow D$ ,  $g_s$  depende de  $D$  y de  $k_L$ .

Al regular la transpiración, el ajuste estomático restringe la caída de  $\Psi_L$ , lo que incide favorablemente sobre la turgencia y el volumen celular ( $V_g$ ) de las células epidérmicas y del mesófilo, e influye sobre  $\Psi_{\pi e}$  (ver ec. 3.4.4). Por otro lado, cambios de  $\Psi_L$  pueden alterar la concentración de HABA y debido a esto hacer variar  $\Psi_{\pi g}$ . Debemos considerar que tanto  $\Psi_{\pi e}$ , como  $\Psi_{\pi g}$  son variables de entrada del modelo, en un tiempo  $t$ , pero variables de salida en un tiempo  $t+1$ . Lo que refleja esto es que, en realidad el mecanismo hídrico del control estomático, es un sistema que se retroalimenta negativamente hasta alcanzar un estado estacionario. El modelo ha sido probado y funciona bien para este estado estacionario, al que se llega en un horizonte temporal de unos pocos minutos (Buckley, 2005; Buckley *et al.*, 2003). Pero, para cambios bruscos en las condiciones ambientales, parecería que la ventaja mecánica de la epidermis ( $M$ ) no fuera constante y que  $\Psi_{\pi g}$  dependiera en parte de  $\Psi_{pe}$ , lo cual si bien puede parecer extraño está respaldado por evidencias experimentales (Buckley, 2005). Cuando existe un cambio brusco de condiciones ambientales –*e.g.*, cambios en  $D$ , radiación o  $CO_2$ – el estoma se desacopla y reacciona en forma opuesta a la esperada –*e.g.*, ante un aumento del  $D$  el estoma primero comienza a abrirse en vez de cerrarse. Esta “reacción transitoria errónea” dura unos pocos minutos, durante los cuales tiende a crear una gran “tensión” que se orienta luego, en el sentido “correcto” indicado por el modelo mecanístico –*i.e.*, disminuyendo  $g_s$ . Para incluir esta “reacción transitoria errónea”, frente a cambios bruscos en las condiciones ambientales, Buckley (2005) introdujo el concepto empírico de “ventaja de las células oclusivas” y que tiene en cuenta los efectos contrapuestos de  $M$  y de la proporcionalidad entre  $\Psi_{\pi g}$  y  $\Psi_{pe}$ . A veces, el desacople momentáneo, ante cambios ambientales, causa inestabilidad en el estoma y es responsable de fenómenos como la oscilación estomática observada en algodón (Farquhar y Cowan, 1974; Cowan, 1972b) y la apertura estomática en parches observada en vid (Düring y Loveys, 1996). En *Vicia fava* se ha visto que la oscilación estomática está asociada a oscilaciones en los contenidos de  $Ca^{+2}$  y ABA en las células guardianas, lo que indica que el desacople momentáneo podría tener una base bioquímica (Yang, *et al.*, 2003).

Un aspecto importante que explica el modelo es que, en el estado estacionario,  $g_s$  y  $k_L$  están acopladas. Este fenómeno ha sido observado experimentalmente por un creciente número de investigadores durante las últimas décadas (Franks, 2004; Schultz, 2003, Meinzer, 2002; Cruiziat *et al.*, 2002; Hubbard *et al.*, 2001; Meinzer *et al.*, 1995; Saliendra *et al.*, 1995; Meinzer y Grantz, 1990), y tiene implicancias sobre la asimilación de carbono, dado que ésta a su vez está acoplada a  $g_s$  (Farquhar y Sharkey, 1982; Wong *et al.*, 1979; Wong *et al.*, 1978). Si se grafican distintos pares de valores de  $g_s$  y  $k_L$  observados en una planta, por ejemplo a lo largo de una estación puede verse que existe una relación lineal entre  $g_s$  y  $k_L$ . Se piensa que la pendiente de esta relación de  $g_s$  con respecto a  $k_L$  determina el tipo de comportamiento de las plantas bajo déficit hídrico (Hubbard *et al.* 2001). Si una planta es isohídrica la pendiente de  $g_s = f(k_L)$  será menos pronunciada que si es anisohídrica, lo que significa que ante aumentos de  $k_L$  –que ocurren durante la mañana– los estomas responderán con un aumento de  $g_s$  menos que proporcional –indicando un comportamiento más evitador. Teniendo en cuenta las relaciones que se establecen entre  $k_L$ ,  $g_s$  y  $\Psi_L$  de acuerdo a la ecuación de van de Honert, esta menor pendiente se traduce en que las plantas isohídricas mantienen mucho más altos sus  $\Psi_L$ , que las anisohídricas, bajo condiciones de déficit hídrico (Schultz, 2003; Tardieu y Simonneau, 1998).

A partir del conocimiento sobre el acoplamiento entre  $g_s$  y  $k_L$ , también es posible razonar sobre un hecho que es un poco paradójico, pero que resulta fundamental para entender las relaciones hídricas de la planta. El hecho es que, si medimos en cualquier planta C3 o C4 la variación del ajuste estomático a lo largo del día, podremos observar que durante la mañana  $g_s$  aumenta, a pesar de que la demanda evaporativa de la atmósfera aumenta concomitantemente (*e.g.*, Schultz, 2003; Tardieu y Simonneau, 1998, Winkel y Rambal, 1993; figura 6). El aumento de radiación a lo largo de la mañana, promueve en parte esta apertura estomática, pero su efecto es moderado por la evolución negativa que sufre el  $C_i$  (Assman y Shimazaki, 1999). Además se requiere poca radiación azul para asegurar la apertura estomática, y esta se logra generalmente durante el amanecer, (Taiz y Zeiger, 1998). Dado que, a escala diaria el  $\Psi_s$  se mantiene casi constante y que la concentración de ABA depende de él, el único fenómeno que queda como posible responsable de este comportamiento es un aumento progresivo de  $k_L$  –debido que  $g_s$  se acopla con  $k_L$ –, que contrarreste y supere el efecto del D. De hecho, como



hemos visto en el apartado referido a la conducción del agua,  $k_L$  aumenta sostenidamente durante la mañana y hasta el mediodía, para luego disminuir hacia la tarde y noche, por la acción de las acuaporinas radicales, en una forma muy similar a la que lo hace el estoma (Vandeleur *et al.*, 2009).

Cuando se comparan plantas que han crecido bajo distintos niveles de déficit hídrico y sin déficit, la  $g_s$  de cada una de ellas sigue un patrón similar a lo largo del día, pero a mayor déficit hídrico los valores de  $g_s$  se hacen menores y la máxima  $g_s$  se alcanza antes por la mañana (Schultz, 2003; Tardieu y Simonneau, 1998; Winkel y Rambal, 1990; figura 3.4.3). Interpretando el modelo mecanístico, se puede afirmar que las menores  $g_s$  bajo déficit hídrico, en este caso podrían deberse a un menor  $\Psi_{\text{Suelo}}$ , a un mayor efecto del ABA sobre  $\Psi_{\pi g}$ , y a un menor  $k_L$ , por un desarrollo de vasos xilemáticos más angostos.

Por otro lado muchas veces  $g_s$  –y concomitantemente la fotosíntesis neta– sufre una depresión durante el mediodía o las primeras horas de la tarde (figura 3.4.3 B), o sea que la evolución diaria de  $g_s$  tiene dos máximos. Esta depresión ha sido atribuida al efecto del estrés lumínico sobre los cloroplastos de las células oclusivas (Correia *et al.*, 1990).

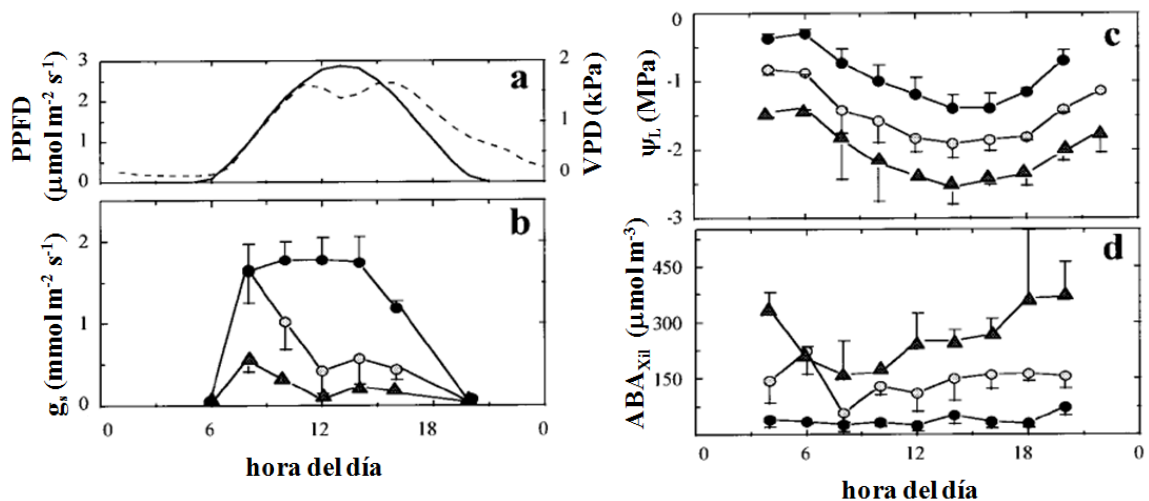


Figura 3.4.3: Evolución diaria de la conductancia estomática, el potencial hídrico foliar y la concentración de ABA xilemático en *Helianthus annuus*, sin déficit hídrico (●), y bajo déficit moderado (○) y severo (▲). Se presentan superpuestos el VPD atmosférico (en línea punteada) y la radiación (Tardieu y Simonneau, 1998).

Como resumen puede decirse que el modelo de Buckley demuestra a que se debe el acople entre  $g_s$  y  $k_L$ , pero no puede explicar a qué se debe la pendiente (B) de la relación  $g_s = B \cdot k_L$  y por qué varía en los distintos tipos de plantas.

### 3.5 Cómo el balance energético determina la temperatura foliar

Como se vio en los apartados anteriores la transpiración de la planta es impulsada en buena medida, según la ley de Fick (ec. 3.1.9), por la temperatura de la hoja. Esto es debido a que la fuerza impulsora de la transpiración está dada por la diferencia de presiones parciales de vapor entre la hoja y la atmósfera y, a que la presión parcial de vapor en el interior de la hoja es prácticamente la presión parcial de vapor saturada a la temperatura de la hoja. La presión de vapor saturado sigue una función exponencial con la temperatura (ec. 3.1.10), por lo que, por ejemplo, un pequeño aumento de la temperatura foliar causa un aumento exponencial de la fuerza que impulsa la transpiración.

$$E = \frac{(e_{s(T_L)} - e_a) / P_a}{(g_s^{-1} + g_b^{-1})} \quad (3.1.9); \quad e_{s(T_L)} = 6,11 \cdot \exp\left(\frac{17,502 \cdot T_L}{T_L + 240,97}\right) \quad (3.1.10)$$

Donde: E: transpiración;  $e_{s(T_L)}$ : presión de vapor saturado a la temperatura de la hoja;  $e_a$ : presión de vapor de la atmósfera;  $P_a$ : presión atmosférica;  $(g_s^{-1} + g_b^{-1})^{-1}$ : tándem de conductancias en serie, estomática y de la capa límite;  $T_L$ : temperatura de la hoja en grados C.

En las plantas, la temperatura foliar es similar a la temperatura del aire; pero puede variar con respecto a la de éste, en unos pocos grados centígrados en más o en menos, según que tan abiertos estén los estomas. Esto no es un tema menor desde el punto de vista de la transpiración. Una activa transpiración, cuando los estomas están bien abiertos y la planta no sufre restricciones hídricas, produce una apreciable disminución de la temperatura, debido a la pérdida de calor latente utilizada en la vaporización del agua.

La temperatura de la hoja está determinada por su balance energético. Este balance energético puede expresarse como la diferencia entre la radiación absorbida por la hoja –de onda corta y larga–, menos las pérdidas de energía radiativa, de calor latente de vaporización y de calor sensible (Campbell y Norman, 1998; Jackson *et al.*, 1981), de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$R_{abs} - L_{oe} - H - \lambda E = 0 \quad (3.5.1)^{19}$$

Donde:  $R_{abs}$ : radiación absorbida,  $L_{oe}$ : radiación térmica de onda larga emitida,  $H$ : pérdida de calor sensible y  $\lambda E$ : pérdida de calor latente  $-\lambda$  es el calor latente de vaporización ( $43,7 \cdot 10^3 \text{ J} \cdot \text{mol}^{-1}$ ) y  $E$  la transpiración; todos los términos de la ec. 1 en  $\{\text{J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}\}$ .

$$\text{Como: } L_{oe} = \epsilon_s \sigma \mathbf{T}_L^4 \quad (3.5.2); \quad H = c_p g_{Ha} (T_L - T_a) \quad (3.5.3); \quad \text{y } \lambda E = \lambda g_v \frac{e_s(T_L) - e_a}{P_a} \quad (3.5.4)$$

Donde:  $\epsilon_s$ : emisividad de la hoja;  $\sigma$ : constante de Stefan-Boltzmann  $\{5,67 \cdot 10^{-8} \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{K}^{-4}\}$ ;  $\mathbf{T}_L$ : temperatura absoluta de la hoja  $\{\text{K}\}$ ;  $c_p$ : calor específico del aire  $\{29,3 \text{ J} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{C}^{-1}\}$ ;  $g_{Ha}$ : conductancia al calor de la capa límite  $\{\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}\}$ ;  $T_L$ : temperatura de la hoja  $\{\text{C}\}$ ;  $T_a$ : temperatura del aire  $\{\text{C}\}$ ;  $g_v$ : conductancia foliar al vapor en la capa límite  $\{\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}\}$ ;  $e_s(T_L)$ : presión de vapor saturado a la temperatura de la hoja  $\{\text{hPa}\}$ ;  $e_a$ : presión de vapor de la atmósfera  $\{\text{hPa}\}$ ; y  $P_a$ : presión atmosférica  $\{\text{hPa}\}$ .

$$\text{Entonces: } R_{abs} - \epsilon_s \sigma \mathbf{T}_L^4 - c_p g_{Ha} (T_L - T_a) - \lambda g_v \frac{e_s(T_L) - e_a}{P_a} = 0 \quad (3.5.5)$$

Según Campbell y Norman (1998), para la situación de transporte turbulento de aire que se da en la hoja,  $g_{Ha} = 1,4 \cdot 0,135 \sqrt{u/0,8 \cdot w_L}$  (3.5.6); donde:  $u$ : es la velocidad del viento  $\{\text{m} \cdot \text{s}^{-1}\}$ , y  $w_L$ : ancho de la hoja  $\{\text{m}\}$ .

Por otro lado, en una hoja hipostomática como la de la vid,  $g_v = \frac{g_s \cdot g_b}{g_s + g_b}$  (3.5.7)<sup>20</sup>; donde  $g_s$ : es la conductancia estomática al vapor, y  $g_b$ : la conductancia al vapor del capa límite, ambas en  $\{\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}\}$ . Y, donde  $g_b = 1,4 \cdot 0,147 \sqrt{u/0,8 \cdot w_L}$  (3.5.8; Campbell y Norman, 1998).

Las ecuaciones 3.5.5, 3.5.6, 3.5.7 y 3.5.8 muestran las relaciones explícitas entre la emitancia radiativa, y las pérdidas de calor sensible y latente; por lo que de hecho relacionan la

---

<sup>19</sup> Para ser estrictamente correcta, toda ecuación de balance requiere un término de almacenaje –el que puede luego en términos prácticos ser considerado despreciable como ocurre en este caso.

<sup>20</sup> Esto se debe a que en un circuito en serie, como el que representan el estoma y la capa límite, las resistencias se suman. Entonces  $r_v = r_s + r_b = \frac{1}{g_s} + \frac{1}{g_b}$ , y  $g_v = \frac{1}{r_v} = \frac{1}{\left(\frac{1}{g_s} + \frac{1}{g_b}\right)}$ , lo que es lo mismo que  $g_v = \frac{1}{\left(\frac{g_b}{g_s \cdot g_b} + \frac{g_s}{g_s \cdot g_b}\right)}$ , y que  $g_v = \frac{1}{\left(\frac{g_s + g_b}{g_s \cdot g_b}\right)}$ , por lo que  $g_v = \frac{g_s \cdot g_b}{g_s + g_b}$ .

temperatura termodinámica de la hoja, con las propiedades de la hoja *-i.e.*,  $\epsilon_s$ ,  $w_L$  y  $g_s$ – y las variables ambientales *-i.e.*,  $R_{abs}$ ,  $T_a$ ,  $u$ ,  $e_a/P_a$ – (Campbell y Norman, 1998).

La emitancia térmica de la hoja (ec. 3.5.2) puede calcularse aproximadamente a partir de la temperatura de la hoja mediante la ec 3.5.9 propuesta por Campbell y Norman (1998):

$$\epsilon_s \sigma \mathbf{T}_L^4 \cong \epsilon_s \sigma \mathbf{T}_a^4 + c_p g_r (T_L - T_a) \quad (3.5.9)$$

Donde:  $\mathbf{T}_a$ : temperatura absoluta del aire (K), y  $g_r$ : conductancia radiativa  $\{\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}\}$ . La conductancia radiativa del aire es una función lineal de la temperatura con siguiente forma:

$$g_r = 0.02T_a + 0.1565 \quad (3.5.10; \text{Campbell y Norman, 1998})$$

El término de calor latente (ec. 3.5.4) también puede calcularse aproximadamente en forma lineal a partir de la temperatura de la hoja, por la ec. 3.5.11 propuesta por Penman (1948):

$$\lambda g_v \frac{e_s(T_L) - e_a}{P_a} = \lambda g_v \frac{e_s(T_L) - e_s(T_a)}{P_a} + \lambda g_v \frac{e_s(T_a) - e_a}{P_a} \cong \lambda g_v \frac{\Delta}{P_a} (T_L - T_a) + \lambda g_v \frac{D}{P_a} \quad (3.5.11)$$

Donde:  $D$ : es el déficit de presión de vapor de la atmósfera {hPa}, y  $\Delta$  es la pendiente de la pendiente de la función de vapor saturado  $\Delta = de_{s(T)}/dT \{\text{C}^{-1}\}$ . La  $\Delta$  se puede obtener derivando la ecuación de Tetten (ec. 3.1.9):

$$\Delta = 40980 \frac{\left[0.61108 \cdot \exp\left(\frac{17.27 \cdot T}{T+237.3}\right)\right]}{(T+237.3)^2} \quad \{\text{hPa}\} \quad (3.5.12; \text{Allen } et \text{ al.}, 2006)$$

Donde:  $T$ : es la temperatura en C –se considera la temperatura del aire.

Reemplazando la ec. 3.5.5 por sus equivalentes en 3.5.9 y 3.5.11:

$$R_{abs} - \epsilon_s \sigma \mathbf{T}_a^4 - c_p g_r (T_L - T_a) - c_p g_{Ha} (T_L - T_a) - \lambda g_v \frac{\Delta}{P_a} (T_L - T_a) - \lambda g_v \frac{D}{P_a} \cong 0 \quad (3.5.12)$$

$$R_{abs} - \epsilon_s \sigma \mathbf{T}_a^4 - \left[ c_p (g_r + g_{Ha}) + \lambda g_v \frac{\Delta}{P_a} \right] (T_L - T_a) - \lambda g_v \frac{D}{P_a} \cong 0 \quad (3.5.13)$$

$$\left[ c_p (g_r + g_{Ha}) + \lambda g_v \frac{\Delta}{P_a} \right] (T_L - T_a) \cong R_{abs} - \epsilon_s \sigma \mathbf{T}_a^4 - \lambda g_v \frac{D}{P_a} \quad (3.5.14)$$

$$T_L - T_a \cong \frac{R_{abs} - \epsilon_s \sigma \mathbf{T}_a^4 - \lambda g_v \frac{D}{P_a}}{c_p (g_r + g_{Ha}) + \lambda g_v \frac{\Delta}{P_a}} \quad (3.5.15)$$

$$T_L \cong T_a + \frac{R_{abs} - \epsilon_s \sigma \mathbf{T}_a^4 - \lambda g_v \frac{D}{P_a}}{c_p (g_r + g_{Ha}) + \lambda g_v \frac{\Delta}{P_a}} \quad (3.5.16)$$

Sustituyendo 3.5.16 por su equivalente en 3.5.7:

$$T_L = T_a + \frac{R_{abs} - \epsilon_s \sigma T_a^4 - \lambda \left( \frac{g_s \cdot g_b}{g_s + g_b} \right) \frac{D}{P_a}}{c_p (g_r + g_{Ha}) + \lambda \left( \frac{g_s \cdot g_b}{g_s + g_b} \right) \frac{\Delta}{P_a}} \quad (3.5.17; \text{Campbell y Norman, 1998})$$

### 3.6 El ajuste osmótico y elástico como mecanismos que evitan la deshidratación celular y preservan la turgencia

Tanto el ajuste osmótico como la elasticidad del tejido tienen un rol en la evitación del estrés hídrico, al preservar la hidratación y la turgencia. La concentración celular de solutos define el potencial osmótico de las células –según la ley de Van't Hoff (ver ec. 3.3.3)–, creando la fuerza que impulsa el agua para entrar en ellas por osmosis, e influyendo en el volumen celular, en un mecanismo de retroalimentación. Por otro lado, el contenido de agua de la célula determina su turgencia al crear una presión hidrostática contra la pared celular –que tiene una determinada elasticidad. Como se vio, estos aspectos son claves en el mecanismo de cierre y apertura de los estomas. Pero también, son importantes en los demás tejidos y órganos de la planta, ya que la hidratación celular y la turgencia influyen sobre el metabolismo y el crecimiento. En este sentido, lo que ocurre en las hojas tiene especial interés, pues el área foliar se asocia con la potencialidad de la planta para fotosintetizar y transpirar. Esto motiva a explicar, en este apartado, cómo funcionan los mecanismos de hidratación foliar y cómo son las relaciones que se dan entre el potencial osmótico, el volumen celular, la turgencia y la elasticidad celular.

#### 3.6.1 Los ajustes osmótico y elástico, y su relación con el equilibrio hídrico apoplasto-simplasto

Se considera que el potencial hídrico, en cualquier sector de la planta, está compuesto por la suma de cuatro potenciales: el gravitatorio ( $\Psi_g$ ), el mátrico ( $\Psi_m$ ), el osmótico ( $\Psi_\pi$ ) y el de

presión o turgencia ( $\Psi_p$ )<sup>21</sup>. En el caso particular del simplasto celular,  $\Psi_g$  y  $\Psi_m$  son despreciables por lo que:  $\Psi_{Simp} = \Psi_\pi + \Psi_p$  (3.6.1). Por otro lado, en el apoplasto –i.e., en las paredes celulares y el xilema–, y para comparaciones que se hagan entre puntos separados en unos pocos metros,  $\Psi_g$  es despreciable. Además, en condiciones normales el  $\Psi_p$  es negativo, ya que se encuentra bajo tensión, por lo que:  $\Psi_{Apo} = \Psi_\pi + \Psi_p + \Psi_m$  (3.6.2). El apoplasto está separado del simplasto por una barrera osmótica –la membrana celular– permeable al agua<sup>22</sup>. El sistema tiende a equilibrarse, y si por ejemplo  $\Psi_{Apo} > \Psi_{Simp}$ , pasará agua del apoplasto al simplasto hasta que  $\Psi_{Simp}$  iguale  $\Psi_{Apo}$  –lo inverso ocurrirá si  $\Psi_{Apo} < \Psi_{Simp}$ . En el estado estacionario, que se logra muy rápido debido a la actividad de los canales de agua,  $\Psi_L = \Psi_{Apo} = \Psi_{Simp}$ .

Como hemos visto en el punto referido a la teoría coheso-tensiva, el  $\Psi$  en el xilema –i.e.,  $\Psi_{Apo}$ – es muy negativo. Debido a esto, las células, para poder mantener un  $\Psi_{Simp}$  inferior a  $\Psi_{Apo}$  que les permita hidratarse a expensas del apoplasto, deben bajar su  $\Psi_\pi$  acumulando solutos. Entre los solutos con actividad osmótica se encuentran: azúcares, aminoácidos e iones inorgánicos (Sánchez *et al.*, 2004; Patakas *et al.*, 2002; Patakas, 2000; Rodríguez *et al.*, 1993). Cuando el  $\Psi_L$  disminuye por déficit hídrico, salinidad edáfica o aumento de la demanda atmosférica, las plantas tienden a acumular solutos compatibles en sus células para disminuir su  $\Psi_\pi$ , impulsar la entrada de agua y evitar la deshidratación. Disminuciones de  $\Psi_\pi$  por estas causas se han reportado en tomate, poroto, arveja, duraznero, vid y olivo (Martínez *et al.*, 2007; Sánchez *et al.*, 2004; Dichio *et al.*, 2003; Bolarin *et al.*, 2001; Patakas *et al.*, 2002; Arndt *et al.*, 2000; Rodríguez *et al.*, 1993), por citar algunas especies, indicando una respuesta muy extendida en plantas superiores, aunque con diferencias entre especies y variedades. Por ejemplo, en vid, plantas bajo déficit hídrico ( $\Psi_{PD}$  -1,2 MPa) disminuyeron su potencial osmótico a turgencia plena ( $\Psi_{\Pi 100}$ ) un 41% por debajo del de plantas sin déficit ( $\Psi_{PD}$  -0,3

---

<sup>21</sup> Es más correcto, por ser más general, hablar de potencial de presión y no de turgencia. De hecho la p en  $\Psi_p$  denota presión. La presión conocida como turgencia sólo se da en las células vivas –i.e., en el simplasto. En el xilema a veces puede haber presión positiva –e.g., en la primavera cuando se acumulan solutos en los vasos. En este caso se habla de presión y no de turgencia. En la tesis, de todas maneras, cuando se trate del simplasto se hablará de turgencia.

<sup>22</sup> En sentido estricto la membrana celular también es permeable a los solutos, pero, en tiempos reducidos y para los fenómenos osmóticos, funciona como semipermeable.

MPa;  $\Psi_{\Pi 100}$  -1,42 MPa; Patakas *et al.*, 2002). Mientras que en olivo, plantas bajo un déficit hídrico similar ( $\Psi_{PD}$  -1,25 MPa) no disminuyeron su  $\Psi_{\Pi 100}$ , por debajo del de plantas sin déficit ( $\Psi_{PD}$  -0,45 MPa;  $\Psi_{\Pi 100}$  -2,06 MPa) y recién disminuyeron su  $\Psi_{\Pi 100}$ , y sólo en un 15% al alcanzar un déficit mucho más alto ( $\Psi_{PD}$  -1,6 MPa; Dichio *et al.*, 2003).

El ajuste osmótico es un fenómeno que puede darse en un plazo muy breve, *i.e.*, de unos pocos días (Dichio *et al.*, 2003; Patakas y Noitsakis, 1999; Rodriguez *et al.*, 1993), y mantenerse a lo largo de la temporada (Martínez *et al.*, 2007). También se ha observado, por ejemplo en maíz, sorgo y fresno, que se dan variaciones diarias de  $\Psi_{\pi}$ , debidas a la variación diaria en la concentración de solutos celulares; y que  $\Psi_{\pi}$  alcanza sus valores más bajos cerca del mediodía, cuando la demanda evaporativa es más alta y el  $\Psi_L$  es más bajo (Marigo y Peltier, 1996, Acevedo *et al.*, 1979). Por ejemplo, en fresno el  $\Psi_{\pi}$  fue un 15% menor a mediodía que a las 6:00 h de la mañana (-2,34 vs. -1,99 MPa; Marigo y Peltier, 1996).

El agua que ingresa a las células ejerce una presión sobre las paredes celulares que se denomina turgencia *-i.e.*, desde un punto de vista energético  $\Psi_p$ . En células vivas, el  $\Psi_p$  puede tomar valores  $\geq 0$ . Cuanto mayor es el  $\Psi_p$ , el citosol se mantiene más fluido, lo que facilita las reacciones metabólicas en la célula. Cuando  $\Psi_p$  llega a 0, se alcanza el punto de marchitez, situación que, si se mantiene por un tiempo prolongado, se hace letal.

La turgencia que puede alcanzar un tejido depende, además, de la elasticidad de la pared celular. Si la pared celular es muy rígida, un pequeño aumento del volumen de agua entrante al simplasto provocará un gran aumento de turgencia; mientras que si la pared es muy elástica deberá entrar un volumen de agua más grande para provocar un aumento de turgencia equiparable. No queda bien claro qué ventaja da, frente al déficit hídrico, el tener un tejido más elástico o más rígido. Por un lado un tejido rígido puede mejorar mucho su turgencia con aumentos ínfimos de agua simplástica, pero también puede empeorar muchísimo su situación con una pérdida de agua equiparable. Lo contrario puede decirse de un tejido muy elástico, puede mejorar muy poco su turgencia por aumentos de agua simplástica proporcionalmente grandes, pero está poco sujeto a perder turgencia aun con pérdidas apreciables de agua simplástica. Aunque no esté clara la ventaja ecofisiológica, el hecho es que en general el déficit hídrico provoca una rigidización de las paredes celulares (Patakas *et al.*, 2002; Dichio

*et al.*, 2003; Rodríguez *et al.*, 1993) que suele ser concomitante con el ajuste osmótico. Por ejemplo, en vid bajo déficit hídrico ( $\Psi_{PD} -1,2$  MPa) las paredes celulares se hicieron un 47% más rígidas que plantas sin déficit ( $\Psi_{PD} -0,3$  MPa; Patakas *et al.*, 2002). Lo que sí está claro es que un tejido más elástico favorece el crecimiento de los órganos, lo mismo que el mantener una alta turgencia. Y, en este sentido, se dan diferencias ontogénicas. Por ejemplo, en vid, las hojas jóvenes son mucho más elásticas que las hojas viejas (Patakas *et al.*, 1997).

Si bien parecería que el ajuste elástico requeriría modificaciones más estructurales que el osmótico, se ha observado que también puede desarrollarse, como este último, en el plazo de unos pocos días (Dichio *et al.*, 2003; Patakas y Noitsakis, 1999; Rodríguez *et al.*, 1993). Esto podría indicar que el ajuste elástico podría estar causado, más por cambios en el hidrogel de pectina de la pared celular, que por cambios en el entramado de fibras de celulosa.

### 3.6.2 *Relaciones entre turgencia, potencial osmótico, elasticidad y volumen de agua celular (la curva de presión-volumen y la ley de elasticidad de Hooke)*

La construcción de curvas de presión-volumen con cámara de presión (Schölander *et al.*, 1965) representa, en la actualidad, el método más práctico y difundido para medir el potencial osmótico foliar (Salisbury y Ross, 2000). Esta técnica brinda, además, una información completa sobre el estado hídrico de la hoja, permitiendo medir su contenido de agua simplástica y apoplástica, la turgencia y la elasticidad del tejido. En este apartado, mediante el análisis de los fundamentos de la técnica, se explicarán las relaciones entre estas variables y los mecanismos implicados en el equilibrio hídrico celular.

La técnica se basa en ir midiendo en diferentes tiempos el peso fresco y el  $\Psi_L$  de una hoja, esto último mediante cámara de presión (Schölander *et al.*, 1964; Boyer, 1967)<sup>23</sup>, a medida

---

<sup>23</sup> El método de Schölander para medir  $\Psi_L$  se basa en someter a presión a una hoja cortada dentro de una cámara, cuyo peciolo emerge a través de un tapón sellador, quedando en contacto con la atmósfera. Al ser cortada la hoja, antes de introducirla a la cámara, la tensión en el xilema se había relajado y la vena líquida se había retraído en el peciolo. Se imprime presión en la cámara hasta que la savia del peciolo asciende e iguala el nivel del corte. En esta condición, se da el equilibrio  $\Psi_{LA} = \Psi_{LB} = \Psi_{xilB}$  (i); donde A: es la hoja intacta –y embolsada para evitar que transpire– y B: es la misma hoja cortada y sellada dentro de la cámara de Schölander, a la que se le ha brindado la presión hidrostática (P), que hace que el agua xilemática iguale el nivel del corte del peciolo. Por otro lado:  $P = -(\Psi_{p(xil)} + \Psi_{\pi(xil)}) = -\Psi_{xilB}$  (ii) donde  $\Psi_{\pi(xil)}$  se considera despreciable –en realidad  $\Psi_{\pi(xil)}$  es



que ésta pierde agua por transpiración o por la presión de la misma cámara. Se comienza desde la hidratación máxima (*i.e.*, a turgencia máxima)<sup>24</sup>, y se llega bastante por debajo del punto de marchitez, en un ciclo de desecación. Las mediciones se toman cada pocos bares y luego se grafica la relación entre  $\Psi_L$  y contenido hídrico de la hoja. La curva que se obtiene es análoga a la curva de capacidad hídrica del suelo.

Si se grafica directamente el  $\Psi_L$  en función del peso fresco de la hoja, se forma una línea quebrada (figura 3.6.2 A). El sector izquierdo del quebrado –a más altos  $\Psi$ – es una línea aproximadamente recta con pendiente negativa que corresponde al tramo en el cual la turgencia es positiva. El sector derecho es una línea levemente curva y también con pendiente negativa, pero de menor valor absoluto, correspondiente a  $\Psi$  más bajos, y por debajo del punto de marchitez –*i.e.*, cuando la turgencia se hace 0. Puede demostrarse teóricamente que este sector curvilíneo es hiperbólico.

En efecto, según la ley de Van't Hoff,  $\Psi_\pi = -\frac{n \cdot R \cdot T}{V}$  (3.6.3); donde n: es la cantidad de solutos, R: la constante universal de los gases, T: la temperatura absoluta, y V: la pérdida de masa de agua de la hoja que está siendo sometida a presión. Por lo que si no varía la cantidad de solutos, ni la temperatura, en la hoja que se está midiendo, el  $\Psi_\pi^{-1}$  es directamente proporcional a V;. Como en este sector la turgencia es 0, se cumple que  $\Psi_L = \Psi_\pi$ , y que  $\Psi_L^{-1}$  es una función lineal de V.

Debido a esta propiedad, que se puede verificar experimentalmente, Schölander *et al.* (1965) propusieron que, en vez de construir la curva directamente, *i.e.*, con el  $\Psi_L$  vs. el peso fresco foliar o el contenido relativo de agua (RWC)<sup>25</sup>, se graficara en forma inversa, *i.e.*, con  $\Psi_L^{-1}$  vs. la pérdida relativa de agua (1-RWC). En este caso, el primer tramo de la curva, que era aproximadamente recto, se transforma en una hipérbola; y el segundo, que era hiperbólico, en

un valor muy bajo (de alrededor de 0,05 MPa). Por lo tanto cambiando i por su equivalente en ii, queda que:  $\Psi_{L_A} = -P$  (Schölander *et al.*, 1965).

<sup>24</sup> Para lograr la turgencia máxima, las hojas que se someterán a medición se hidratan durante una noche sumergiendo sus peciolos en un recipiente con agua destilada en un espacio confinado.

<sup>25</sup> El contenido relativo de agua de una hoja se calcula por la ecuación  $RWC = \frac{(FW-DW)}{(TW-DW)}$  (3.6.4); donde FW: es el peso fresco de la hoja, DW: es el peso seco a estufa, y TW: es el peso a turgencia máxima –luego de una noche de hidratación en agua destilada.

una línea recta (figuras 3.6.2 A y 3.6.1). Este segundo tramo, debido a que corresponde al sector de turgencia 0, establece la relación entre  $\Psi_{\pi}^{-1}$  y 1-RWC. Extrapolando la regresión rectilínea entre  $\Psi_{\pi}^{-1}$  y 1-RWC hacia el sector de turgencia positiva, hasta interceptar la ordenada, y hacia el sector de  $\Psi^{-1}$  más bajos hasta interceptar la abscisa, se puede conocer el  $\Psi_{\pi}$  para cualquier valor de RWC. Así, por ejemplo la ordenada al origen de esta regresión es la inversa del  $\Psi_{\pi}$  a turgencia máxima ( $\Psi_{\pi 100}$ ), y el valor de la ordenada en el punto de intersección entre la hipérbola y la recta es igual a la inversa del  $\Psi_{\pi}$  a turgencia 0 ( $\Psi_{\pi 0}$ ; Kirkham, 2005; Dichio *et al.*, 2003; Jensen, 1989; Schölander *et al.*, 1964).

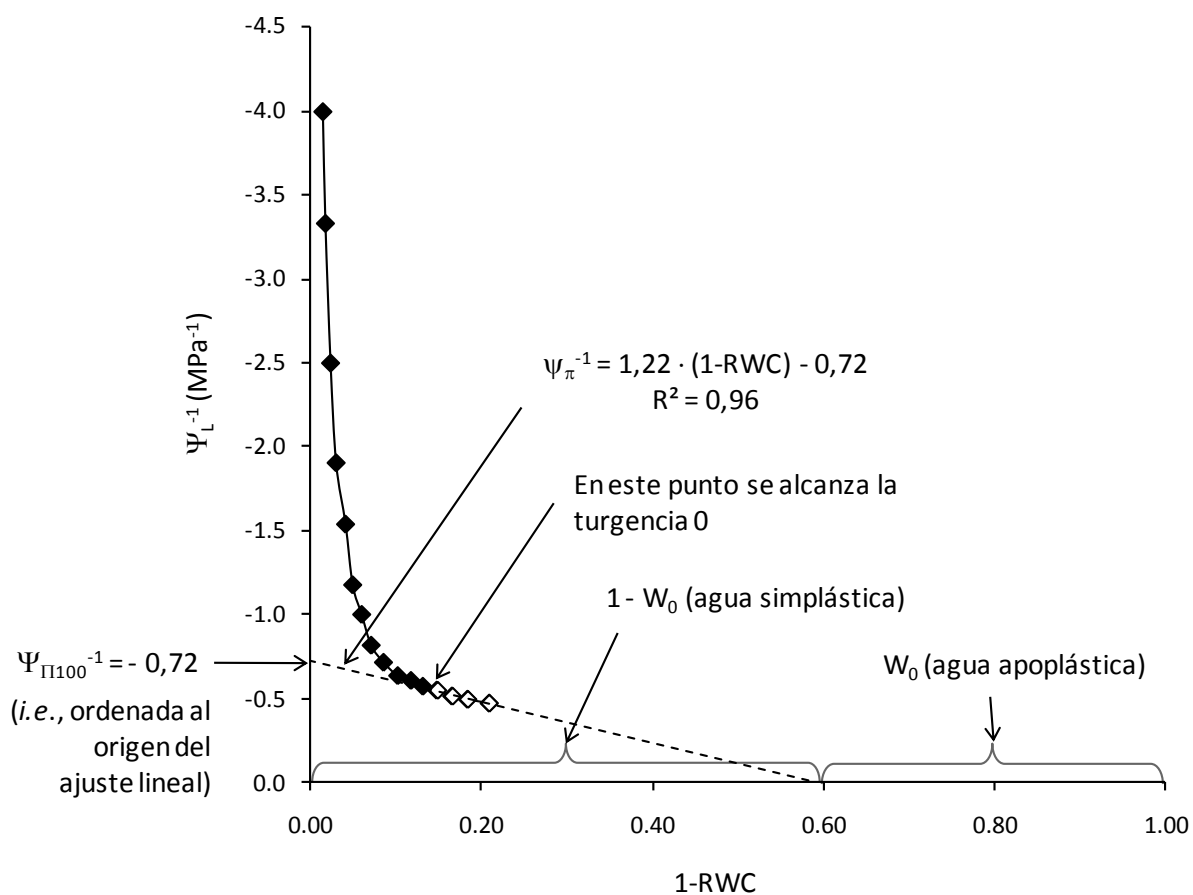


Figura 3.6.1: Curva de presión-volumen de una hoja de vid, obtenida graficando los  $\Psi$  en forma inversa *i.e.*,  $\Psi_L^{-1}$  vs. pérdida relativa de agua (1-RWC). Los puntos negros corresponden al sector elástico y con turgencia positiva del tejido; y los puntos blancos al sector con turgencia 0 (basado en datos propios medidos en la variedad Grenache).

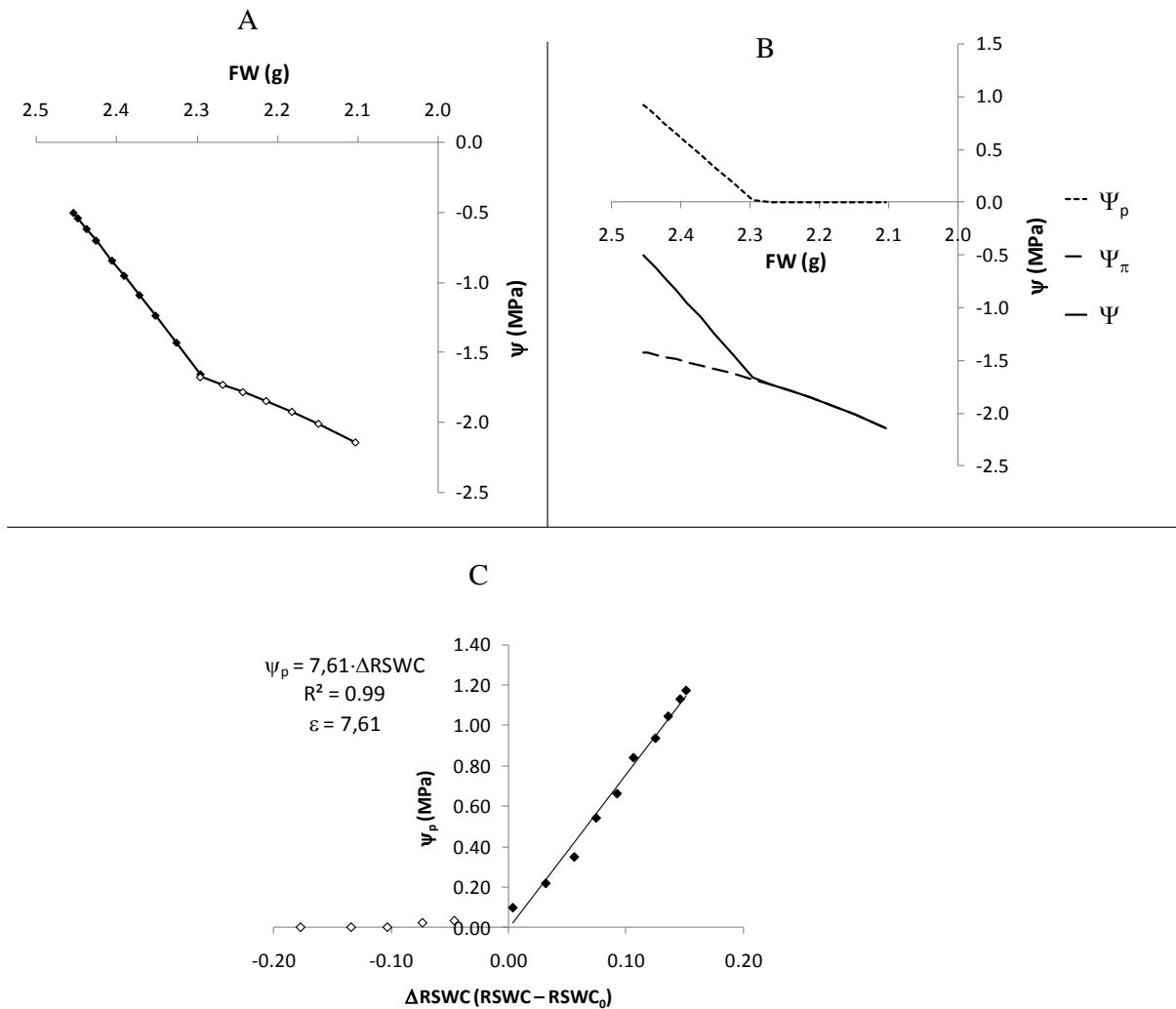


Figura 3.6.2: Curva de presión-volumen de una hoja de vid, graficando los  $\Psi$  en forma directa *i.e.*,  $\Psi_L$  vs. peso fresco (FW; A); gráfico de los componentes del  $\Psi_L$  a medida que varía el peso fresco de la hoja (D), y curva de elasticidad (C; en ella la pendiente de la regresión es el módulo global de elasticidad  $\varepsilon$  según la ley de Hooke). Los puntos negros corresponden al sector elástico y con turgencia positiva del tejido; y los puntos blancos al sector con turgencia 0 (basado en los mismos datos de la figura 3.6.1, medidos en la variedad Grenache).  $\Delta\text{RSWC}$ : variación del contenido relativo de agua simplástica;  $\text{RSWC}$ : contenido relativo de agua simplástica;  $\text{RSWC}_0$ : contenido relativo de agua simplástica a turgencia 0.

En la curva de presión volumen, la pendiente de esta regresión  $\Psi_{\pi}^{-1}$  vs. 1-RWC de la figura 3.6.1, se relaciona con la derivada parcial  $\frac{\partial \Psi_{\pi}^{-1}}{\partial V}$  de la ley de Van't Hoff *i.e.*,  $-\frac{1}{n \cdot R \cdot T}$  y por lo tanto como habíamos dicho con la cantidad de solutos osmóticamente activos del simplasto foliar (Schölander *et al.*, 1964). Esta relación no es tan directa como parecería, ya que en la ley de Van't Hoff, el término V se refiere a la variación absoluta de agua simplástica, y en la regresión de la curva de presión volumen participa la variación de agua relativa total. Pero, la relación puede verificarse si antes se define lo que es el agua simplástica.

Cuando se extrapola la relación  $\Psi_{\pi}^{-1} = f(1 - RWC)$  hasta interceptar la abscisa, el valor de 1-RWC corresponde al contenido de agua simplástica de la hoja a turgencia máxima, expresado como pérdida relativa de agua (1-W<sub>0</sub>). Toda agua que pueda ser extraída ulteriormente de la hoja, *e.g.*, secándola con estufa, corresponde a agua apoplástica. El agua apoplástica en valores relativos (W<sub>0</sub>) queda definida como la diferencia entre el RWC a turgencia máxima *-i.e.*, el valor 1- y el valor 1-W<sub>0</sub>. A partir de estos conceptos se puede definir el contenido relativo de agua simplástica foliar (RSWC), normalizando el 1-RWC con respecto al contenido de agua simplástica a turgencia máxima. Y en este caso, a partir de considerar que la pérdida relativa de agua simplástica (RSWL), en la curva de presión volumen, es igual a  $RSWL = \frac{(1-RWC)}{(1-W_0)}$  (3.6.5), se puede considerar que  $RSWC = 1 - RSWL$  (3.6.6).

Ahora podemos analizar la relación entre la pendiente de  $\Psi_{\pi}^{-1} = f(V)$ , según Van't Hoff (que llamaremos B) y la pendiente de  $\Psi_{\pi}^{-1} = f(1 - RWC)$  de la regresión en la curva de presión volumen (que llamaremos B'). Si, como dijimos  $B = \frac{\partial \Psi_{\pi}^{-1}}{\partial V} = -\frac{1}{n \cdot R \cdot T}$  (3.6.7), y a turgencia máxima  $B = -\frac{\Psi_{\Pi 100}^{-1}}{V_T}$  (3.6.8). En esta última ecuación V<sub>T</sub> es la masa de agua simplástica de la hoja a turgencia máxima en valores no relativos, por lo que puede expresarse como  $V_T = (1 - W_0) \cdot (TW - DW)$  (3.6.9).

O sea que  $B = -\frac{\Psi_{\Pi 100}^{-1}}{(1-W_0) \cdot (TW-DW)}$  (3.6.10), y entonces se cumple que:

$$\frac{\Psi_{\Pi 100}^{-1}}{(1-W_0) \cdot (TW-DW)} = \frac{1}{n \cdot R \cdot T} \quad (3.6.11), \text{ y que } n = \frac{(1-W_0) \cdot (TW-DW)}{\Psi_{\Pi 100}^{-1} \cdot R \cdot T} \quad (3.6.12)$$

La ec. 3.6.12 es importante porque con ella puede calcularse la masa de solutos osmóticamente activos de la hoja, variable que adquiere importancia ecofisiológica si se normaliza, dividiéndola por el peso seco (DW) o por la superficie de la hoja (LA).

Por otro lado, en la curva de presión volumen  $B' = -\frac{\Psi_{\Pi 100}^{-1}}{1-W_0}$  (3.6.13).

Para analizar cómo se relaciona B con B', realizamos el cociente entre ambas:

$$\frac{B}{B'} = \frac{\Psi_{\Pi 100}^{-1}}{(1-W_0) \cdot (TW-DW)} \cdot \frac{(1-W_0)}{\Psi_{\Pi 100}^{-1}} \quad (3.6.14), \text{ o sea que } B' = B \cdot (TW - DW) \quad (3.6.15),$$

con lo que reemplazando 3.6.15 por su equivalente en 3.6.7) puede concluirse que la pendiente B' de la función lineal  $\Psi_{\pi}^{-1} = f(1 - RWC)$  en el gráfico de presión volumen es (i.e., reemplazando 3.6.15 por su equivalente en 3.6.7):

$B' = -\frac{(TW-DW)}{n \cdot R \cdot T}$  (3.6.16), esto demuestra que  $B' = f(n)$  y que la regresión de la curva de presión volumen es una variante de la ley de Van't Hoff con la siguiente forma:

$$\Psi_{\pi}^{-1} = \Psi_{\Pi 100}^{-1} - \frac{(TW-DW)}{n \cdot R \cdot T} \cdot (1 - RWC) \quad (3.6.17)$$

A partir del cálculo de  $\Psi_{\pi}$ , mediante esta ecuación y conociendo  $\Psi$ , por haberlo medido con la cámara de presión se puede calcular  $\Psi_p$  para cualquier RWC, i.e.,  $\Psi_p = \Psi - \Psi_{\pi}$  (3.6.18).

Si se grafican las variaciones de turgencia en función de las variaciones de agua simplástica, puede observarse que entre estas variables se da una relación altamente lineal (figura 3.6.2 C). Esto ha sido observado en un amplio rango de plantas superiores, e.g., en vid (Patakas y Noitsakis, 1999) y en olivo (Dichio *et al.*, 2003). Esto indica que el tejido tiene un comportamiento de tipo elástico, factible de ser explicado por la ley de Hooke (Gardner y Ehlig, 1965). Esta ley, aplicada a volúmenes, dice que, un cuerpo elástico sometido a presión, sufrirá una deformación volumétrica proporcional a la presión aplicada. La constante de proporcionalidad se denomina módulo global de elasticidad ( $\varepsilon$ ), parámetro que es más grande cuanto más rígido es el cuerpo.

En el caso del tejido foliar la relación lineal entre  $\Psi_p$  y RSWC, se cumple para  $\Psi_p > 0$ , por lo que la ley de Hooke, para el caso particular del tejido foliar puede expresarse como:

$$\Psi_p = \varepsilon \cdot (RSWC - RSWC_0) = \varepsilon \cdot \Delta RSWC \quad (3.6.19)$$

Donde,  $\Psi_p$ : turgencia {MPa}; RSWC: contenido relativo de agua simplástica; RSWC<sub>0</sub>: contenido relativo de agua simplástica a turgencia 0;  $\varepsilon$ : módulo global de elasticidad del tejido {MPa}.

Analizando cómo juegan las relaciones hídricas a nivel foliar puede decirse que, en el simplasto actúan dos fuerzas contrapuestas,  $\Psi_\pi$  que intenta absorber agua del apoplasto, y  $\Psi_p$  que intenta expulsarla. Si la célula logra acumular suficientes solutos como para que su  $\Psi_\pi$  baje tanto que genere un  $\Psi$  simplástico menor al  $\Psi$  apoplástico, el agua ingresará a la célula y permanecerá en ella posibilitando las funciones vitales. En realidad el tejido puede “trocar” su  $\Psi_\pi$  en volumen de agua o en turgencia, dependiendo de su módulo de elasticidad. Si se trata de un tejido muy elástico, *i.e.*, con  $\varepsilon$  pequeño, el aumento en volumen será mayor, lo que rápidamente neutralizará la fuerza impulsora inicialmente lograda, ya que al aumentar el volumen disminuye automáticamente  $\Psi_\pi$ . Por el contrario, si se trata de un tejido más rígido, *i.e.*, con  $\varepsilon$  grande,  $\Psi_\pi$  se transformará en turgencia a expensas de un muy pequeño aumento de volumen, lo podría ser ecofisiológicamente más favorable ya que al no aumentar mucho el volumen se preservaría el bajo  $\Psi_\pi$ . Por otro lado, un tejido más rígido crecería menos, y esto no siempre sería más ventajoso.

Ahora con la posibilidad de medir  $\Psi$  y calcular sus componentes  $\Psi_\pi$  y  $\Psi_p$  para cualquier contenido hídrico de la hoja, es posible plasmar estas variables en un único gráfico (similar al de la figura 3.6.2 A, pero agregando  $\Psi_\pi$  y  $\Psi_p$ ). Este gráfico (figura 3.6.2 B) servirá para entender algo que se dijo pero que no se explicó. Antes se había dicho que cuando dibujamos la curva de presión volumen en forma directa, *i.e.*,  $\Psi$  vs. contenido hídrico, el tramo de la curva cuando la turgencia  $> 0$  es aproximadamente recto. Si observamos la figura 3.6.2 B, ese tramo surge de la suma algebraica de  $\Psi_p$ , que como hemos visto tiene un patrón netamente rectilíneo –por el comportamiento elástico del tejido–, y de  $\Psi_\pi$ , que si bien tiene un patrón hiperbólico, si se toma ese tramo de la función, se parece mucho a una recta debido a que se trata de una rama de la hipérbola lejana de su región de máxima curvatura. Por lo tanto si se restan término por término, puntos que pertenecen a dos rectas, se obtiene una tercera recta. Algo que no se ha dicho hasta aquí, pero que se hace evidente a partir de este análisis realizado, es que la curva de presión volumen mide la dinámica de las relaciones hídricas a

medida que la hoja gana o pierde agua, en todos los niveles de hidratación, desde peso seco hasta la máxima hidratación que pueda lograr, a partir de los solutos que esa hoja contenga y con la elasticidad que haya logrado bajo sus condiciones de crecimiento, *e.g.*, según si creció con o sin restricción hídrica. Lo que no mide, son las relaciones hídricas en las condiciones naturales en las que esa hoja vive. Pero, conociendo  $\Psi_L$  o RWC por mediciones a campo, la curva de presión volumen permite calcular los valores de RSWC,  $\Psi_\pi$  y  $\Psi_p$  para esas condiciones.

### 3.7 Rol de la fracción de agua edáfica transpirable en la percepción del estrés

Desde hace bastante tiempo ha existido una controversia, difícil de resolver, sobre cuál es la causa edáfica del estrés hídrico en la planta, si una baja del  $\Psi_s$  o una baja en la humedad del suelo ( $\theta$ ). La controversia se da entre quienes basan su explicación del transporte y la regulación hídrica, fundados sobre la teoría termodinámica y aquellos que se basan en las evidencias experimentales.

Si tenemos que basarnos en todos los antecedentes que se han analizado sobre cómo las plantas absorben y transportan el agua, hidratan sus tejidos y transpiran (ver apartados 3.1 a 3.7), deberíamos afirmar que la teoría termodinámica es suficientemente consistente para apoyar la hipótesis del  $\Psi_s$  como el causante del estrés hídrico en la planta.

No obstante esto, las evidencias experimentales indican que existe una relación cierta entre  $\theta$ , expresada como fracción de agua edáfica transpirable (FTSW), y el desempeño de la planta. La FTSW es una variable que se calcula como la relación entre las diferencias, de la  $\theta$  actual del suelo menos la  $\theta$  por debajo de la cual la planta no transpira ( $\theta_0$ )<sup>26</sup>; y de la  $\theta$  a capacidad de campo ( $\theta_{Max}$ ) menos  $\theta_0$  (eq. 3.3.1). La variable FTSW está linealmente relacionada con  $\theta$  y toma valores que van de 0 para  $\theta = \theta_0$ , hasta 1 para  $\theta = \theta_{Max}$ .

$$FTSW = \frac{(\theta - \theta_0)}{(\theta_{Max} - \theta_0)} \quad (3.7.1)$$

---

<sup>26</sup> La  $\theta_0$  se considera en forma práctica, como la  $\theta$  a la que la transpiración de la planta se hace igual a la décima parte de la transpiración máxima.

Donde:  $\theta$  es la humedad del suelo ( $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  ó  $\text{cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$ )

Las relaciones entre FTSW y respuestas de la planta se ha observado tantas veces, en especies distintas, y en variables tan diversas como transpiración, conductancia estomática, fotosíntesis y área foliar (Pellegrino *et al.*, 2006; Sadras y Milroy, 1995; Millar *et al.*, 1971), que debe tener algún significado.

La respuesta típica de la planta a una disminución de la FTSW sigue un patrón sigmoide con pendiente negativa. Por ejemplo, si graficamos cómo varía el desarrollo de la superficie foliar a medida que la FTSW disminuye, veremos que la respuesta pasa por dos fases. En la primera fase un descenso de la FTSW prácticamente no causa disminución del área foliar final de la planta. Esta fase ocupa generalmente los primeros dos tercios de la FTSW. Luego, durante la segunda fase existe casi una relación lineal con pendiente negativa entre FTSW y la superficie foliar (figura 3.7.1). Puede asegurarse que la primera fase coincidente con el primer tramo de decaimiento de la FTSW está comprendido entre capacidad de campo y un “déficit hídrico moderado” y la segunda entre un déficit “moderado” y “severo”.

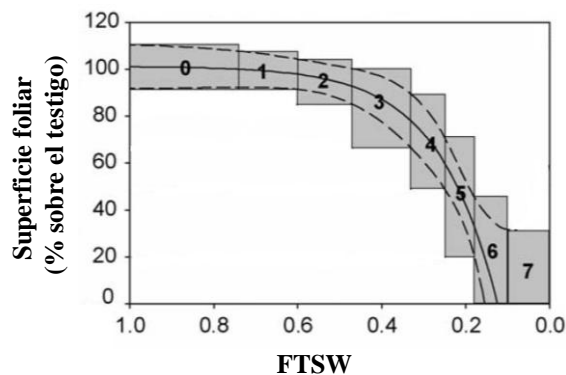


Figura 3.7.1: Relación entre la expansión de la superficie foliar en nudos principales de plantas de vid y la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW) (Pellegrino *et al.*, 2006).

La cuestión de cuál es la causa edáfica del estrés hídrico, si  $\Psi_s$  o FTSW, no es menor, ya que si bien para cada suelo se cumple que  $\Psi_s = f(\theta)$ , esto no es cierto para todos los suelos en conjunto. Esto significa que cada tipo de suelo tiene su propia curva de capacidad hídrica, y un determinado  $\theta$  se da a muy distintos valores de  $\Psi_s$ , *e.g.*, en un suelo arenoso o en uno arcilloso.



Algunos investigadores han propuesto una explicación hipotética, que permitiría aceptar una dualidad de causas *-i.e.*, tanto la disminución de  $\Psi_s$ , como de FTSW serían los causantes del déficit hídrico. Ellos piensan que en las raíces existiría algún sensor de  $\theta$ , que dispararía la síntesis de ABA, de manera que se cumpliera que  $[ABA] = f(\theta)$  (Sinclair y Ludlow, 1985). Así el estrés hídrico podría incluir una combinación de respuestas hidráulicas, causadas por la disminución de  $\Psi_s$ ; y otras debidas a un aumento de  $[ABA]$ , causado a su vez por una disminución de  $\theta$ . Esta hipótesis aunque sugerente, carece de pruebas pues nadie ha encontrado el mentado sensor (Sinclair, 2005).

Recientemente Sinclair (2005) ha propuesto, a través de un desarrollo teórico y simulación, que la respuesta a la controversia podría ser puramente hidráulica, llamando la atención sobre las relaciones hiperbólicas que existen entre  $\theta$  y  $\Psi_s$ , y entre  $\theta$  y la conductividad hidráulica del suelo insaturado ( $K$ ). Su modelo es muy sugestivo ya que demuestra que la transpiración de la planta sigue un patrón idéntico a las observaciones experimentales a medida que FTSW decae. En su modelo, la transpiración depende de la diferencia de  $\Psi$  entre el suelo y la hoja y de  $K$ , estando ambas variables edáficas vinculadas funcionalmente con la FTSW. El modelo tiene algunas inconsistencias ya que empíricamente se ha observado que  $\Psi_L$  depende de la FTSW, por lo que no puede aparecer como una variable independiente. Pero teniendo en cuenta que tanto la transpiración como  $\Psi_L$  dependen en parte de  $g_s$ ; y esta última variable depende en parte de  $k_L$ , sería más útil establecer las relaciones que puedan existir entre la  $k_L$  y la FTSW, y demostrar si estas relaciones explican el patrón sigmoide de respuesta de la planta.

### **3.8 Fundamentación del problema a investigar y planteo de las hipótesis**

A través de los temas que se han revisado en el capítulo 3 se ha podido comprobar que existe un sistema de transporte del agua en la planta, que está motorizado por variables ambientales, y regulado por las conductancias estomática ( $g_s$ ) e hidráulica del tramo suelo-planta ( $k_L$ ). También se ha visto que esta regulación conduce a determinados equilibrios en términos del  $\Psi_L$ . Se sabe además, que  $g_s$  depende, entre otros factores, de  $k_L$  y de la demanda evaporativa, aunque sólo se dispone de un modelo que caracteriza parcialmente esta demanda, ya que se refiere a la demanda de la capa límite y no a la de la atmósfera. Por otro lado, se sabe que  $k_L$

depende en parte, de determinadas condiciones de las raíces y los tallos para conducir el agua, y en parte, de ciertas condiciones edáficas, entre las cuales se intuye que la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW), tiene un rol destacado. También se ha visto que el equilibrio que se logra en términos del  $\Psi_L$ , por la interacción de los factores mencionados, se enfrenta a las condiciones osmóticas y de elasticidad del tejido para definir la hidratación y la turgencia celulares.

No se sabe si es posible construir un modelo unificado que refleje lo que ocurre en la realidad, es decir que los tejidos alcanzan una determinada hidratación y turgencia luego de sufrir la influencia de la oferta y la demanda ambientales de agua y la regulación de todos los mecanismos biológicos implicados, al mismo tiempo. La existencia de este modelo permitiría esquematizar el funcionamiento del sistema hídrico, mostrando cómo interactúan los mecanismos involucrados en la regulación hídrica y la evitación del estrés. Podría además identificarse y entenderse las propiedades que puedan emerger del sistema, indicando qué aspectos son claves en la evitación del estrés, y a qué se deben las diferencias de comportamiento entre los genotipos más y menos resistentes al déficit hídrico. Además permitiría analizar el peso de los distintos mecanismos evitadores, conocimiento que podría ser de gran importancia para futuros planes de mejoramiento.

Bajo este marco conceptual, se plantean como hipótesis que:

**Hipótesis 1:** El contenido relativo de agua simplástica (RSWC) y la turgencia ( $\Psi_p$ ) foliares dependen de la acción regulatoria que ejercen en conjunto las variables de evitación del estrés de la planta –*i.e.*, conductancia hidráulica ( $k_{L\text{ planta}}$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ), potencial osmótico foliar ( $\Psi_\pi$ ) y módulo de elasticidad de los tejidos ( $\epsilon$ )– sobre las variables ambientales asociadas con la oferta y la demanda de agua –*i.e.*, fracción de agua edáfica transpirable (FTSW), potencial agua del suelo ( $\Psi_s$ ), y déficit de presión de vapor de la atmósfera (D).

**Hipótesis 2:** La conductancia hidráulica suelo-planta ( $k_L$ ; que comprende las conductancias individuales del suelo y de la planta), depende de la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW), de modo que a medida que baja FTSW,  $k_L$  decae con un patrón sigmoide típico.

**Hipótesis 3:** Debido a que la conductancia estomática ( $g_s$ ) depende en parte de la conductancia hidráulica del sistema suelo-planta ( $k_L$ ), también depende en parte de la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW), de modo que a medida que baja FTSW,  $g_s$  también decae con un patrón sigmoide típico.

Primero, mediante formalizaciones matemáticas, utilizando leyes y principios físicos establecidos, se plantea como objetivo construir un modelo que plasme la dependencia funcional de la hidratación y la turgencia foliares con respecto a las variables de evitación del estrés y las variables ambientales. Se postula que el modelo será capaz de identificar a qué se deben las diferencias entre los genotipos más y menos evitadores, y cuáles son las variables claves y los tipos de acción que definen esta evitación del estrés hídrico, en plantas como la vid.

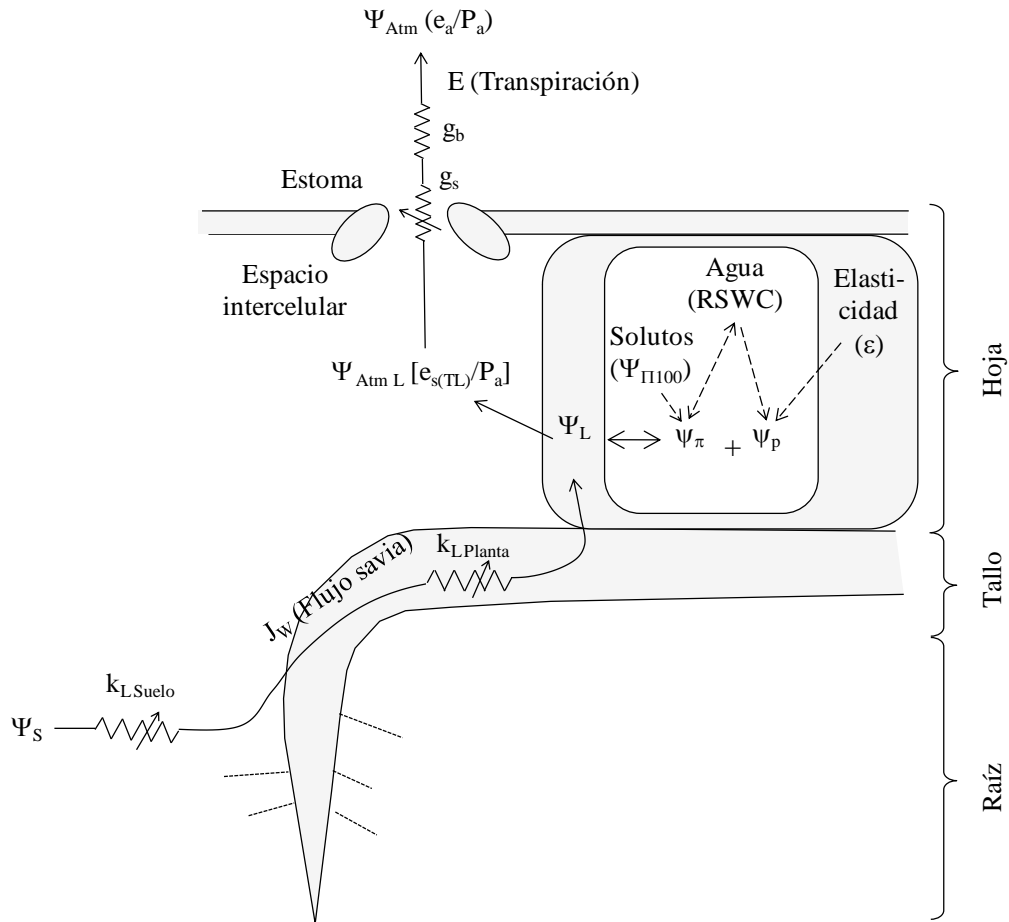
Como un segundo objetivo se intentará poner a prueba las hipótesis, indirectamente a través de la verificación o falsificación de las predicciones del modelo mediante simulaciones y medios experimentales, utilizando variedades de vid.

Con respecto a la hipótesis 2, debe aclararse que se propone como válida siempre que el suelo no se encuentre saturado, ya que en este caso el bloqueo de las acuaporinas de la raíz provoca una disminución abrupta de  $k_{L\text{ planta}}$  (ver punto 3.3 en el capítulo 3). Con respecto a la hipótesis 3, no se trata de probar que el cierre estomático se debe a factores únicamente físicos desestimando los mecanismos biológicos que se dan en las células oclusivas. Esto sería contrario a la doctrina establecida, la cual está avalada por numerosísimas evidencias experimentales (ver punto 3.4.1 en el capítulo 3). Por eso en la redacción se indica que “ $g_s$  depende en parte de...””, lo que significa que “ $g_s$  además depende de...”.

# 4 Modelando el mecanismo de regulación hídrica foliar

## 4.1 Desarrollo de un modelo teórico que explica la regulación del contenido de agua simplástica y la turgencia foliars, por la interacción de los mecanismos evitadores del estrés hídrico

El modelo desarrollado intenta demostrar que el contenido de agua simplástica y la turgencia celular de la hoja están determinados por la interacción de variables ambientales y mecanismos de evitación del estrés de la planta. Los mecanismos de evitación se definen en el modelo como las variables de la planta que controlan la oferta y demanda de agua en la planta, así como el ingreso de agua dentro de las células. Estas variables son, la conductancia hidráulica específica del tramo del SPAC suelo- hoja ( $k_L$ ), la conductancia estomática ( $g_s$ ), el potencial osmótico ( $\Psi_\pi$ ), y la elasticidad del tejido –representado por su módulo global de elasticidad del tejido ( $\epsilon$ ). La fuerza impulsora del flujo de agua a través de la planta se da por la diferencia de potenciales hídricos del suelo ( $\Psi_s$ , en unidades de presión) y de la atmósfera –dado en unidades de presión parcial de vapor ( $e_a/P_a$ ; Cowan, 1972a). De acuerdo al modelo, el agua fluye del suelo a la atmósfera, a través del apoplasto; y del apoplasto al simplasto, impulsada por gradientes de potencial hídrico ( $\Psi$ ). Aunque existen señales químicas y hormonales que regulan, por ejemplo, los canales de agua de la raíz –afectando  $k_L$ – o las células oclusivas del estoma –afectando  $g_s$ –, el agua se mueve finalmente por gradientes de potencial. Las paredes celulares del mesófilo foliar –i.e., el apoplasto foliar– deben considerarse como una doble vía para los continuos de agua, suelo-atmósfera y apoplasto-simplasto. La hidratación y turgencia celulares se establecen por el equilibrio que determina el doble juego de dos mecanismos concomitantes, la osmosis –representada en el modelo por el  $\Psi_\pi$  foliar– y la elasticidad del tejido –representado por el  $\epsilon$  foliar (figura 4.1.1).



**Símbolos:**

- RSWC: contenido relativo de agua simplástica
- $\Psi_{Atm}$ : potencial hídrico de la atmósfera
- $\Psi_{Atm L}$ : potencial hídrico de la atmósfera foliar
- $\Psi_S$ : potencial hídrico edáfico
- $\Psi_L$ : potencial hídrico del apoplasto foliar
- $\Psi_\pi$ : potencial osmótico
- $\Psi_p$ : potencial de turgencia
- $\Psi_{\Pi 100}$ : potencial osmótico a turgencia máxima
- $J_w$ : flujo de savia
- $E$ : transpiración
- $g_s$ : conductancia estomática
- $g_b$ : conductancia de la capa límite
- $k_L$ : conductancia hidáulica específica
- $\epsilon$ : módulo de elasticidad del tejido
- $e_l/P_a$ : concentración de vapor de la hoja
- $e_a/P_a$ : concentración de vapor de la atmósfera
- > : flujos de agua y vapor
- > : relaciones funcionales

**Condiciones del modelo:**

- $J_w \cong E$
- $e_l \cong e_{s(TL)}$  *i.e.*, la presión de vapor de la hoja es prácticamente equivalente a la presión de vapor saturado a la temperatura de la hoja.

**Variables evitadoras:**

- $g_s$ ;  $k_L$ ;  $\Pi_{100}$ ;  $\epsilon$

**Fuerza impulsora del agua entre el suelo y la hoja:**

$$\Delta\Psi = \Psi_{Soil} - \Psi_L$$

**Fuerza impulsora del vapor entre la hoja y la atmósfera:**

$$\Delta q' = e_l/P_a - e_a/P_a$$

Figura 4.1.1: Diagrama del movimiento de agua en el continuo suelo-apoplasto-atmósfera y apoplasto-simplasto.

El modelo asume que, dado que el gasto de agua para la hidratación y el metabolismo celulares es despreciable, comparado con el que se insume en la transpiración, el flujo de savia es equivalente a la transpiración (Cowan, 1972a); y que el espacio intercelular del mesófilo foliar está siempre saturado de vapor (ver el punto 3.1, del capítulo 3).

Basado en ocho postulados, el modelo es capaz de predecir el contenido relativo de agua simplástica (RSWC) del mesófilo foliar y la turgencia celular ( $\Psi_p$ ) de este tejido.

*Postulados del modelo:*

1. En la hoja, cuando se alcanza el estado estacionario – el cual se logra en unos pocos minutos (Buckley, 2005)–, los  $\Psi$  del apoplasto y el simplasto están equilibrados. Esto significa que el flujo de agua entre apoplasto y simplasto es nulo (ec. 4.1.1).

$$\Psi_{Apoplasto} = \Psi_{Simplasto} = \Psi_L \quad (4.1.1)$$

Donde:  $\Psi_{Apoplasto}$ : potencial hídrico del apoplasto foliar {MPa};  $\Psi_{Simplasto}$ : potencial hídrico del apoplasto foliar {MPa}

2. En el nivel celular,  $\Psi_{Simplasto}$  es igual a la suma de sus componentes  $-\Psi_\pi$  y  $\Psi_p$  (ec. 4.1.2).

$$\Psi_{Simplasto} = \Psi_p + \Psi_\pi \quad (4.1.2)$$

Donde:  $\Psi_p$ : potencial de turgencia {MPa};  $\Psi_\pi$ : potencial osmótico {MPa}.

3. La ley de elasticidad de Hooke establece que, en las células, la turgencia está determinada por el producto de  $\varepsilon$  por la diferencia entre el RSWC y el RSWC a turgencia 0 ( $RSWC_0$ ; Gardner y Ehlig, 1965; ver punto 3.6.2 en el capítulo 3 y ec. 3.6.19). El RSWC representa el contenido de agua simplástica foliar con respecto al agua simplástica a máxima turgencia. En la ley de Hooke  $\varepsilon$  aumenta cuando la elasticidad disminuye.

$$\Psi_p = \varepsilon \cdot (RSWC - RSWC_0) \quad (3.6.19)$$

Por otro lado:  $RSWC = 1 - \frac{(1-RWC)}{(1-W_0)}$  (4.1.3; ver ec. 3.6.5 y 3.6.6), y

$$RWC = (FW - DW)/(TW - DW) \quad (4.1.4)$$

Donde:  $\varepsilon$ : módulo de elasticidad {MPa}; RSWC: contenido relativo de agua;  $W_0$ : contenido relativo de agua apoplástica *-i.e.*, el intercepto con la abscisa en la curva de

presión-volumen (ver punto 3.6.2 en el capítulo 3)–; FW: peso fresco de la hoja; DW: peso seco de la hoja; TW: peso de la hoja a turgencia máxima.

4. En el estado estacionario, el flujo de savia xilemática de la planta ( $J_w$ ) es igual a la transpiración de la planta ( $E_{planta}$ ), el flujo dentro de las células se considera despreciable (ec. 4.1.5).

$$J_w = E_{planta} \quad (4.1.5)$$

5. La ley de Van de Honert (Van de Honert, 1948) establece que el flujo de savia en el xilema de la planta está determinado por el producto entre la conductancia hidráulica del tramo suelo-hoja del SPAC ( $k_H$ ) y la fuerza impulsora dada por la diferencia de potenciales entre el suelo y la hoja ( $\Delta\Psi$ ; ver punto 3.1 en el capítulo 3; eq. 4.1.6).

$$J_w = k_H \cdot (\Psi_S - \Psi_L) \quad (4.1.6)$$

6. En la ley de Van de Honert, el flujo de savia xilemática expresado por unidad de área foliar (LA) se denomina densidad de flujo de savia. En este caso la conductancia hidráulica se expresa por unidad de LA y se denomina conductancia hidráulica específica ( $k_L$ ; eq. 4.1.7). Asumiendo que la densidad de flujo de savia ( $J_w/LA$ ) es igual a la transpiración por unidad de LA ( $E$ ; ec. 4.1.5 y 4.1.8), el flujo de agua puede ser expresado como la ec. 3.1.6.

$$k_L = \frac{k_H}{LA} \quad (4.1.7) \quad E = \frac{E_{planta}}{LA} = \frac{J_w}{LA} \quad (4.1.8)$$

$$E = k_L \cdot (\Psi_S - \Psi_L) \quad (3.1.6)$$

7. La ley de Fick establece que  $E$  es proporcional a la diferencia entre las concentraciones de vapor de la hoja –*i.e.*, dentro de su espacio intercelular– y de la atmósfera ( $e_{s(T_L)}/P_a$  y  $e_a/P_a$  respectivamente, donde  $e$  es la presión de vapor y  $P_a$  es la presión atmosférica),  $e$  inversamente proporcional a la suma de las inversas de la conductancia estomática y de la capa límite (ec. 3.1.9; ver punto 3.1 en el capítulo 3). Se asume que la presión de vapor en el espacio intercelular de la hoja es la presión de vapor saturado a la temperatura de la hoja ( $e_{s(T_L)}$ ).

$$E = \frac{(e_{s(T_L)} - e_a)}{P_a \cdot (g_s^{-1} + g_b^{-1})} = \left( \frac{g_s \cdot g_b}{g_s + g_b} \right) \cdot \frac{(e_{s(T_L)} - e_a)}{P_a} \quad (3.1.9)$$

Donde:  $e_{s(T_L)} = 6,11 \cdot \exp\left(\frac{17,502 \cdot T_L}{T_L + 240,97}\right)$  {hPa} (3.1.10; ec. de Teten; Buck, 1981);

$g_b = 1,4 \cdot 0,147 \sqrt{u/0,8 \cdot w_L}$  (3.5.8; Campbell y Norman, 1998; ver punto 3.5, Cap. 3); y

$$T_L = T_a + \frac{R_{abs} - \epsilon_s \sigma T_a^4 - \lambda \left(\frac{g_s \cdot g_b}{g_s + g_b}\right) \frac{D}{P_a}}{c_p (g_r + g_{Ha}) + \lambda \left(\frac{g_s \cdot g_b}{g_s + g_b}\right) \frac{\Delta}{P_a}} \{C\} \quad (3.5.17; \text{Campbell y Norman, 1998; ver punto 3.5,}$$

Cap. 3)

8. El  $\Psi_{\text{Apoplasto}}$  puede ser obtenido de las ec. 4.1.1 y 3.1.6; depende de una variable ambiental –la energía libre con la que está retenida el agua del suelo, *i.e.*,  $\Psi_S$ , de una variable dependiente de la capacidad de la planta para conducir agua y de las propiedades físicas del suelo –*i.e.*,  $k_L$ –, y de una variable parcialmente determinada por la planta y parcialmente por la demanda evaporativa de la atmósfera –*i.e.*,  $E$ – (ec. 4.1.9, análoga a la ec. 3.1.8).

$$\Psi_{\text{Apoplasto}} = \Psi_S - \frac{E}{k_L} \quad (4.1.9)$$

*Desarrollo del modelo:*

Basado en los postulados 1, 2 y 8 –*i.e.*, las ec. 4.1.1, 4.1.2 y 4.1.9– el equilibrio de  $\Psi$  apoplasto-simplasto puede expresarse como la eq. 4.1.10.

$$\Psi_p + \Psi_\pi = \Psi_S - \frac{E}{k_L} \quad (4.1.10), \text{ donde: } \Psi_p = \Psi_S - \Psi_\pi - \frac{E}{k_L} \quad (4.1.11)$$

Reemplazando  $\Psi_p$  en la ec. 3.6.19 por su equivalente en la ec. 4.1.11, RSWC puede ser expresado como:

$$RSWC = RSWC_0 + \frac{\Psi_S - \Psi_\pi - \frac{E}{k_L}}{\epsilon} \quad (4.1.12)$$

Y, reemplazando  $E$  en la ec. 4.1.12 por su equivalente en la ec. 3.1.9, se obtiene una primera expresión del modelo que incluye todas las variables evitadoras (ec. 4.1.13)

$$RSWC = RSWC_0 + \frac{\Psi_S - \Psi_\pi - \frac{(e_{s(T_L)} - e_a)}{P_a \cdot (g_s^{-1} + g_b^{-1}) \cdot k_L}}{\epsilon} \quad (4.1.13; \mathbf{1^a \text{ expresión del modelo}})$$



En esta primera expresión, RSWC representa la diferencia relativa entre el contenido de agua simplástica real de la hoja y el contenido de agua simplástica a turgencia 0. El RSWC supera al  $RSWC_0$ , en una cantidad que varía de acuerdo al valor que tomen las variables evitadoras involucradas –i.e.,  $k_L$ ,  $g_s$ ,  $\Psi_\pi$ , y  $\varepsilon$ –, el  $\Psi_s$ , la presión parcial de vapor del aire, la temperatura de la hoja y el viento.

Pero existen dos problemas con la ec. 4.1.13. El primero, es que  $RSWC_0$  no es, ni una variable evitadora, ni una variable ambiental; y por lo tanto no debería formar parte del modelo. El segundo, es que  $\Psi_\pi$ , que se supone que debería ser una variable independiente, de hecho no lo es ya que, según la ley de Van't Hoff, es dependiente del volumen de la solución y por lo tanto del RSWC que es la variable dependiente en el modelo (ver la ec. 3.6.3 y el punto 3.6.2 en el capítulo 3). Este problema puede ser resuelto en dos pasos.

*Primer paso (reemplazo de la variable  $RSWC_0$ ):*

De acuerdo con la ley de Hooke,  $\varepsilon$  está asociado a la turgencia máxima ( $\Psi_{p\ Max}$ ) y al  $RSWC_0$  (figura 4.1.2; eq. 3.6.18).

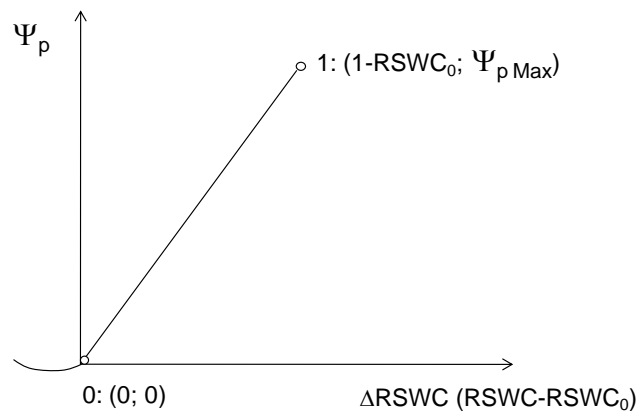


Figura 4.1.2: Relación entre la turgencia ( $\Psi_p$ ) y la variación en el contenido relativo de agua simplástica foliar (RSWC) según la ley de Hooke, en los dos puntos extremos de hidratación a turgencia máxima y a turgencia 0.

Y, a turgencia máxima  $\varepsilon$  puede ser calculado como:  $\varepsilon = \frac{\Psi_{p\ Max}}{1-RSWC_0}$  (4.1.14)

Teniendo en cuenta que la turgencia máxima se puede lograr hidratando una hoja cortada durante una noche en agua destilada –cuyo  $\Psi$  por definición es 0–, se puede afirmar que a

turgencia máxima:  $\Psi_L = 0$ , y  $\Psi_\pi = \Psi_{\Pi100}$  –donde  $\Psi_{\Pi100}$  es el potencial osmótico a turgencia máxima.

Por lo tanto, a turgencia máxima los componentes del  $\Psi$  pueden expresarse como:

$$\Psi_{\Pi100} + \Psi_{p \text{ Max}} = 0 \quad (4.1.15) \rightarrow \Psi_{p \text{ Max}} = -\Psi_{\Pi100} \quad (4.1.16)$$

Reemplazando  $\Psi_{p \text{ Max}}$  en la ec. 4.1.14 por la ec. 4.1.16, y despejando  $RSWC_0$ , resulta:

$$RSWC_0 = 1 + \frac{\Psi_{\Pi100}}{\varepsilon} \quad (4.1.17)$$

Luego, reemplazando  $RSWC_0$  en la ec. 4.1.13 por la ec. 4.1.17:

$$RSWC = 1 + \frac{\Psi_{\Pi100}}{\varepsilon} + \frac{\Psi_S - \Psi_\pi - \frac{(e_s(T_L) - e_a)}{Pa \cdot (g_s^{-1} + g_b^{-1}) \cdot k_L}}{\varepsilon} \quad (4.1.18)$$

Reordenando la ec. 4.1.18, se obtiene la segunda expresión del modelo (ec. 4.1.19).

$$RSWC = 1 + \frac{\Psi_S - (\Psi_\pi - \Psi_{\Pi100}) - \frac{(e_s(T_L) - e_a)}{Pa \cdot (g_s^{-1} + g_b^{-1}) \cdot k_L}}{\varepsilon} \quad (4.1.19; 2^a \text{ expresión del modelo})$$

*Segundo paso (reemplazo de la variable  $\Psi_\pi$ ):*

En la curva de presión-volumen (figura 4.1.3), que representa el comportamiento de las células foliares como osmómetros perfectos y sujetos a la ley de Van't Hoff, la relación entre  $\Psi_\pi^{-1}$  y la pérdida de agua simplástica (1-RSWC) puede ser formalizada por la ec. 4.1.20. Cuando  $\Psi_\pi$  es despejado de esta ecuación aparece que él depende de  $\Psi_{\Pi100}$  y de RSWC (ec. 4.1.21 y 4.1.22).

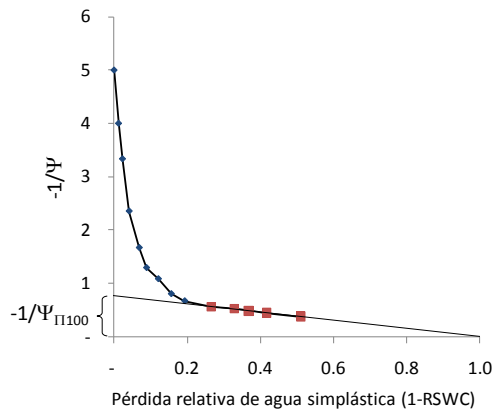


Figura 4.1.3: Potencial osmótico a turgencia máxima ( $\Psi_{\Pi100}$ ), representado en una curva de presión-volumen foliar típica.

$$-\frac{1}{\Psi_{\pi}} = -\frac{1}{\Psi_{\Pi 100}} + \frac{1}{\Psi_{\Pi 100}} \cdot (1 - RSWC) \quad (4.1.20)$$

$$-\frac{1}{\Psi_{\pi}} = -\frac{1}{\Psi_{\Pi 100}} (1 - 1 + RSWC) \quad (4.1.21)$$

$$\Psi_{\pi} = \frac{\Psi_{\Pi 100}}{RSWC} \quad (4.1.22)$$

Reemplazando  $\Psi_{\pi}$  en la ec. 4.1.19 por su equivalente en la ec. 4.1.22:

$$RSWC = 1 + \frac{\Psi_S - \left(\frac{\Psi_{\Pi 100}}{RSWC} - \Psi_{\Pi 100}\right) - \frac{(e_{s(T_L)} - e_a)}{P_a \cdot (g_s^{-1} + g_b^{-1}) \cdot k_L}}{\varepsilon} \quad (4.1.23)$$

Mediante una serie de pasos matemáticos, la ec. 4.1.23 puede expresarse como un polinomio de segundo grado dependiente de RSWC (ec. 4.1.24):

$$RSWC = \frac{\varepsilon + \Psi_S - \left(\frac{\Psi_{\Pi 100}}{RSWC} - \Psi_{\Pi 100}\right) - \frac{(e_{s(T_L)} - e_a)}{P_a \cdot (g_s^{-1} + g_b^{-1}) \cdot k_L}}{\varepsilon}$$

$$\varepsilon \cdot RSWC = \varepsilon + \Psi_S - \left(\frac{\Psi_{\Pi 100}}{RSWC} - \Psi_{\Pi 100}\right) - \frac{(e_{s(T_L)} - e_a)}{P_a \cdot (g_s^{-1} + g_b^{-1}) \cdot k_L}$$

$$\varepsilon \cdot RSWC + \frac{\Psi_{\Pi 100}}{RSWC} = \varepsilon + \Psi_S + \Psi_{\Pi 100} - \frac{(e_{s(T_L)} - e_a)}{P_a \cdot (g_s^{-1} + g_b^{-1}) \cdot k_L}$$

$$\frac{\varepsilon \cdot RSWC^2 + \Psi_{\Pi 100}}{RSWC} = \varepsilon + \Psi_S + \Psi_{\Pi 100} - \frac{(e_{s(T_L)} - e_a)}{P_a \cdot (g_s^{-1} + g_b^{-1}) \cdot k_L}$$

$$\varepsilon \cdot RSWC^2 + \Psi_{\Pi 100} = \left[ \varepsilon + \Psi_S + \Psi_{\Pi 100} - \frac{(e_{s(T_L)} - e_a)}{P_a \cdot (g_s^{-1} + g_b^{-1}) \cdot k_L} \right] \cdot RSWC$$

$$\varepsilon \cdot RSWC^2 - \left[ \varepsilon + \Psi_S + \Psi_{\Pi 100} - \frac{(e_{s(T_L)} - e_a)}{P_a \cdot (g_s^{-1} + g_b^{-1}) \cdot k_L} \right] \cdot RSWC + \Psi_{\Pi 100} = 0 \quad (4.1.24)$$

Finalmente el modelo puede resolverse, deduciendo RSWC como la raíz positiva de la ecuación de segundo grado 4.1.24 (ec. 4.1.25 y 4.1.26). Y, en el modelo,  $\Psi_p$  puede deducirse combinando las ec. 3.6.19 y 4.1.17 (ec. 4.1.27). En la forma final del modelo, la  $e_{s(T_L)}$  puede ser sustituida por su equivalente en la ecuación de Teten (ec. 3.1.10). Y, en esta ecuación la temperatura de la hoja ( $T_L$ ) puede calcularse por el balance de energía de Campbell y Norman (1998, ec. 3.5.17, ver punto 3.5 en el capítulo 3).

Con lo que el modelo queda formalizado como:

*Modelo:*

$$RSWC = \frac{\varepsilon + \Psi_S + \Psi_{\Pi 100} - \frac{e_s(T_L)^{-ea}}{(g_s^{-1} + g_b^{-1}) \cdot P_a \cdot k_L} + \sqrt{\left[ \varepsilon + \Psi_S + \Psi_{\Pi 100} - \frac{e_s(T_L)^{-ea}}{P_a \cdot (g_s^{-1} + g_b^{-1}) \cdot k_L} \right]^2 - 4\varepsilon \cdot \Psi_{\Pi 100}}}{2\varepsilon} \quad (4.1.25)$$

$$\Psi_p = \varepsilon \cdot (RSWC - 1) - \Psi_{\Pi 100} \quad (4.1.26)$$

El modelo indica que la hidratación y la turgencia foliares están determinadas por la oferta y demanda de agua atribuibles a las variables ambientales  $\Psi_S$  –que representa la oferta–; y  $e_a/P_a$ ,  $R_{abs}$ ,  $T_a$  y  $u$  –que representan la demanda. Las tres últimas variables se incluyen a través de las ecuaciones que rigen a  $g_b$  (ec. 3.5.8) y a  $T_L$  (ec. 3.5.17). El modelo además, indica que la hidratación y la turgencia foliares están reguladas por mecanismos de la planta que permiten la absorción y el transporte del agua (representado por la variable  $k_L^{27}$ ), que evitan la traspiración (representado por la variable  $g_s$ ) y que aseguran la hidratación celular (representado por la interacción de las variables  $\Psi_{\Pi 100}$ , y  $\varepsilon$ ). Y, que estos mecanismos evitadores son necesarios y no redundantes.

Sin embargo el modelo en la forma de la ec. 4.1.25 aún está incompleto, ya que la variable reguladora  $k_L$  no es una variable estrictamente inherente a la planta, pues representa la conductancia del tramo suelo-hoja del SPAC. Y, para que el modelo quede completo debe separarse esta  $k_L$  en sus componentes  $k_{L\text{Suelo}}$  y  $k_{L\text{planta}}$ . Por otro lado  $k_{L\text{Suelo}}$  no es independiente del estado hídrico del suelo ya que depende de la conductividad del suelo insaturado ( $K$ ) y esta última variable depende a su vez del  $\Psi_S$ ; aspecto este último que debe dilucidarse e incluirse en el modelo, para que éste sea consistente. Este aspecto se tratará precisamente en el punto siguiente (4.2).

---

<sup>27</sup> En rigor de verdad  $k_L$  es la conductancia hidráulica suelo-planta y está formada en parte por la conductancia hidráulica de la planta ( $k_{L\text{planta}}$ ). Esta última es la que en realidad representa al mecanismo biológico evitador.

Por otro lado, el modelo, tampoco está completo, por un aspecto relacionado con la conductancia estomática. Y, es que, según se explicó en el punto 3.4.2 del capítulo 3,  $g_s$  no es, desde un punto de vista hidráulico, una variable independiente. La  $g_s$  de hecho depende de  $\Psi_s$  y de  $k_L$  (ver ec. 3.4.17) –y por lo tanto se supone que, de alguna manera debe depender de FTSW. También puede suponerse que  $g_s$  depende de  $D$ , aunque el modelo de Buckley, Mott y Farquhar (2004), que se tomará como modelo mecanístico de  $g_s$ , no establece de qué manera. Para lograr que el modelo de regulación hídrica foliar sea totalmente consistente, debería poder dilucidar este aspecto e incluirlo. Entonces, como paso previo debe demostrarse que  $g_s$  efectivamente depende de  $D$  y de FTSW. Demostración que desarrollaremos en el punto 4.3.

No obstante que el modelo no esté completo, en su forma indicada en la ec. 4.1.25 con  $k_L$  en lugar de  $k_{L\text{planta}}$ , puede ser interesante utilizarlo de esta manera. La  $k_L$  es una variable fácil de medir y tiene una significación ecofisiológica importante.

De todas maneras aunque el modelo integrado no resulte una herramienta útil para predecir situaciones, tal vez lo sea para explicar los fenómenos relacionados con la restricción hídrica. Debido a esto, intentaremos arribar a su forma final.

## **4.2 Demostración de la dependencia funcional entre la conductancia hidráulica suelo-planta ( $k_L$ ) y la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW)**

Para separar la conductancia hidráulica del tramo suelo-planta ( $k_L$ ) que aparece en el modelo de regulación hídrica, en sus componentes  $k_{L\text{Suelo}}$  y  $k_{L\text{Planta}}$  es necesario determinar las causas de la relación funcional entre la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW) y  $k_L$ .

La demostración puede hacerse siguiendo un razonamiento análogo al que intentó Sinclair (2005), cuando calculó la relación entre transpiración ( $E$ ) y FTSW.

Recordemos que la FTSW es la variable que mide la relación entre las diferencias, de la humedad actual del suelo ( $\theta$ ), menos la humedad mínima por debajo de la cual la planta transpira menos que el 10% de su transpiración máxima ( $\theta_0$ ); y de la humedad a capacidad de

campo ( $\theta_{Max}$ ) menos  $\theta_0$  (eq. 3.7.1)<sup>28</sup>. Toma valores que van de 0 para  $\theta = \theta_0$ , hasta 1 para  $\theta = \theta_{Max}$ .

$$FTSW = \frac{(\theta - \theta_0)}{(\theta_{Max} - \theta_0)} \quad (3.7.1)$$

Donde:  $\theta$  es la humedad del suelo ( $\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$  ó  $\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ ).

Por otro lado, la  $\theta_{Max}$  está linealmente relacionada con la humedad del suelo saturado ( $\theta_{Sat}$ ); relación que puede expresarse mediante la ecuación empírica 4.2.1 que surge del metaanálisis de las curvas de capacidad hídrica de distintos tipos de suelo presentadas por Baver *et al.* (1973), aplicando el criterio de considerar  $\theta_{Max}$  como la  $\theta$  cuando el  $\Psi$  matriz del suelo es de -0,033 MPa (Richards y West, 1944).

$$\theta_{Max} = 1,046 \cdot \theta_{Sat} - 0,034 \quad (4.2.1) \quad R^2 \ 0,995; \ p \leq 0,01; \text{ o en forma aproximada:}$$

$$\theta_{Max} = \theta_{Sat} - 0,034 \quad (4.2.2)$$

Por lo que la FTSW puede expresarse aproximadamente en términos de  $\theta_{Sat}$  y  $\theta_0$  como la ec. 4.2.3.

$$FTSW = \frac{(\theta - \theta_0)}{(\theta_{Sat} - \theta_0 - 0,034)} \quad (4.2.3)$$

Como hemos visto en la ecuación 3.1.8 el  $\Psi_L$ , variable asociada a muchas respuestas de la planta, depende a su vez del  $\Psi_S$ , de la conductancia hidráulica del tramo suelo-hoja ( $k_L$ ), y de la transpiración (ec. 3.1.8).

$$\Psi_L = \Psi_S - \frac{E}{k_L} \quad (3.1.8)$$

Si en el SPAC separamos el circuito suelo-hoja en dos resistencias en serie, una correspondiente a la planta ( $k_{LPlanta}^{-1}$ ) y otra al suelo ( $k_{LSuelo}^{-1}$ ; ver ec. 3.1.7) podemos escribir que:

$$k_L = (k_{LSuelo}^{-1} + k_{LPlanta}^{-1})^{-1} = \frac{k_{LSuelo} \cdot k_{LPlanta}}{k_{LSuelo} + k_{LPlanta}} \quad (4.2.4)$$

---

<sup>28</sup> En forma empírica el cálculo de la FTSW considera como  $\theta_{Max}$  a la  $\theta$  a capacidad de campo, y no a  $\theta_{Sat}$ .

En una escala de tiempo de unos cuantos días, la variación de humedades edáficas –considerando la evaporación edáfica igual a 0– representa el caudal que es extraído por la planta debido a la transpiración (Sinclair, 2005). Este caudal puede deducirse de la ecuación de Gardner (Kirkham, 2005) que explica el flujo de agua en la rizósfera y que establece que:

$$\Psi_S - \Psi_r = (q/4\pi K) \cdot [\ln(\beta^2/a^2)] \quad (4.2.5) \quad \{MPa\} = \{(cm^2s^{-1}/cm^2s^{-1}MPa^{-1}) \cdot [\ln(cm^2/cm^2)]\}$$

Donde,  $\Psi_S$ : potencial agua del suelo {MPa};  $\Psi_r$ : potencial agua del suelo en contacto con las raíces {MPa};  $q$ : volumen de agua tomado por unidad de longitud de raíz por unidad de tiempo { $cm^3 cm^{-1} s^{-1}$ };  $K$ : conductividad hidráulica del suelo insaturado { $cm^2 s^{-1} MPa^{-1}$ }<sup>29</sup>;  $\beta$ : semidistancia entre dos raíces {cm};  $a$ : radio de las raíces {cm}.

Despejando  $q$ :

$$q = \frac{4\pi K}{\ln(\beta^2/a^2)} \cdot (\Psi_S - \Psi_r) \quad (4.2.6) \quad \{cm^3 cm^{-1} s^{-1}\} = \left\{ \frac{cm^2 s^{-1} MPa^{-1}}{\ln(cm^2/cm^2)} \cdot MPa \right\}$$

El flujo de agua hacia la planta puede calcularse a partir de  $q$ , teniendo en cuenta la longitud total de raíces y el área foliar, de la siguiente manera:

$$J_w = (q \cdot L_r)/LA \quad (4.2.7) \quad \{cm^3 m^{-2} s^{-1}\} = \left\{ \frac{cm^3 cm^{-1} s^{-1} \cdot cm}{m^2} \right\}$$

Donde,  $J_w$ : Flujo de agua absorbida por la planta por unidad de superficie foliar { $cm^3 m^{-2} d^{-1}$ };  $L_r$ : longitud total de raíces de la planta {cm}.

Reemplazando la ec. 4.2.7 por su equivalente en 4.2.6, se obtiene una típica ecuación de flujo:

$$J_w = \frac{4\pi K \cdot L_r}{\ln(\beta^2/a^2) \cdot LA} \cdot (\Psi_S - \Psi_r) \quad (4.2.8); \quad \{cm^3 m^{-2} s^{-1}\} = \left\{ \frac{cm^2 s^{-1} MPa^{-1} \cdot cm}{\ln(cm^2/cm^2) \cdot m^2} \cdot MPa \right\}$$

Donde:  $\frac{4\pi K \cdot L_r}{\ln(\beta^2/a^2) \cdot LA} = k_{LSuelo}$  (4.2.9) es la conductancia hidráulica específica del tramo suelo-raíz { $cm^3 m^{-2} s^{-1} MPa^{-1}$ }. Si  $k_{LSuelo}$  se divide por  $0,018 cm^3 mmol^{-1}$  agua, puede expresarse como: { $mmol m^{-2} s^{-1} MPa^{-1}$ }.

Ahora bien, se sabe por Clapp y Hornberger (1978) que:

$$K = K_{Sat} \cdot (\theta/\theta_{Sat})^{(2b+3)} \quad (4.2.10)$$

---

<sup>29</sup> Los edafólogos expresan comúnmente a  $K$  en  $cm h^{-1}$ , siendo  $1 cm h^{-1} = 2,77 cm^2 s^{-1} MPa^{-1}$ .

Donde,  $K$  es la conductividad hidráulica del suelo insaturado a una humedad  $\theta$  {cm d<sup>-1</sup>},  $K_{Sat}$  es la conductividad hidráulica del suelo saturado {cm d<sup>-1</sup>},  $\theta_{Sat}$  la humedad del suelo saturado, y  $b$  es la pendiente de la curva de capacidad hídrica del suelo (Clapp y Hornberger, 1978).

$$\Psi_S = \Psi^*_S \cdot (\theta/\theta_{Sat})^{-b} \quad (4.2.11)$$

Donde,  $\Psi^*_S$  es el potencial agua del suelo saturado *-i.e.*, un valor bajo, típicamente de alrededor de 10<sup>-4</sup> MPa.

Puede demostrarse que existe una relación entre  $\theta/\theta_{Sat}$  en estas ecuaciones y FTSW. Se comienza por despejar  $\theta$  de la ec. 4.2.3, lo que resulta en:

$$\theta = \theta_0 + FTSW \cdot (\theta_{Sat} - \theta_0 - 0,034) \quad (4.2.12)$$

Luego haciendo la relación entre la humedad actual y la de saturación y reordenando:

$$\begin{aligned} \theta/\theta_{Sat} &= \frac{\theta_0 + FTSW \cdot (\theta_{Sat} - \theta_0 - 0,034)}{\theta_{Sat}} \\ \theta/\theta_{Sat} &= \frac{\theta_0}{\theta_{Sat}} + \frac{(\theta_{Sat} - \theta_0 - 0,034)}{\theta_{Sat}} \cdot FTSW \\ \theta/\theta_{Sat} &= \frac{\theta_0}{\theta_{Sat}} + \left(1 - \frac{\theta_0 + 0,034}{\theta_{Sat}}\right) \cdot FTSW \quad (4.2.13) \end{aligned}$$

Sustituyendo la ec. 4.2.11 por su equivalente en 4.2.13 se puede demostrar que  $\Psi_S$  es una función de la FTSW:

$$\Psi_S = \Psi^*_S \cdot \left[ \frac{\theta_0}{\theta_{Sat}} + \left(1 - \frac{\theta_0 + 0,034}{\theta_{Sat}}\right) \cdot FTSW \right]^{-b} \quad 4.2.14$$

Además, sustituyendo 4.2.10, por su equivalente en 4.2.13, se puede demostrar que la  $K$  del suelo es una función de su FTSW:

$$K = K_{Sat} \cdot \left[ \frac{\theta_0}{\theta_{Sat}} + \left(1 - \frac{\theta_0 + 0,034}{\theta_{Sat}}\right) \cdot FTSW \right]^{(2b+3)} \quad (4.2.15)$$

Y, sustituyendo 4.2.9 por su equivalente en 4.2.15:

$$k_{L\text{Suelo}} = \frac{4\pi K_{Sat} \cdot \left[ \frac{\theta_0}{\theta_{Sat}} + \left(1 - \frac{\theta_0 + 0,034}{\theta_{Sat}}\right) \cdot FTSW \right]^{(2b+3)} \cdot L_r}{\ln(\beta^2/a^2) \cdot LA} \quad (4.2.16)$$

Luego, sustituyendo 4.2.4 por su equivalente en 4.2.16:



$$k_L = \left\{ \frac{4\pi K_{Sat} \cdot \left[ \frac{\theta_0}{\theta_{Sat}} + \left( 1 - \frac{\theta_0 + 0,034}{\theta_{Sat}} \right) \cdot FTSW \right]^{(2b+3)} \cdot L_r}{\ln(\beta^2/a^2) \cdot LA} \right\}^{-1} + k_{Lplanta}^{-1} \quad (4.2.17)$$

Las ec. 3.1.8 y 4.2.14 muestran que el  $\Psi_L$  depende directamente de  $\Psi_S$  e indirectamente de la FTSW a través de  $k_L$ .

Para demostrar que  $\theta_0$  es un valor deducible, vamos a analizar qué significan  $J_{w \text{ Max}}$  (cuando FTSW es 1) y  $J_{w \text{ Min}}$  (cuando FTSW es 0). Comenzamos por sustituir la ec. 4.2.8 por sus equivalentes en 4.2.10 y 4.2.11:

$$J_w = \frac{4\pi K_{Sat} \cdot (\theta/\theta_{Sat})^{(2b+3)} \cdot L_r}{\ln(\beta^2/a^2) \cdot LA} \cdot [\Psi^*_S \cdot (\theta/\theta_{Sat})^{-b} - \Psi_r] \quad (4.2.18)$$

Para el caso particular del suelo saturado,  $\theta_{Sat}/\theta_{Sat} = 1$ , por lo que:

$$\text{“Cuando } \theta_{Sat}\text{:” } J_{w \text{ Max}} = \frac{4\pi K_{Sat} \cdot L_r}{\ln(\beta^2/a^2) \cdot LA} \cdot [\Psi^*_S - \Psi_r] \quad (4.2.19)$$

En este caso  $\Psi_r$  puede considerarse similar al potencial hídrico foliar en el preamanecer en una planta no estresada, en capacidad de campo (e.g., -0,03 MPa) y  $\Psi^*_{\text{Suelo}}$  similar a 0. Por lo que:

$$\text{“Cuando } \theta_{Sat}\text{:” } \Psi^*_S - \Psi_{\text{Sup raíz}} \cong 0,03 \text{ MPa}, \text{ y: } J_{w \text{ Max}} \cong 0,03 \cdot \frac{4\pi K_{Sat} \cdot L_r}{\ln(\beta^2/a^2) \cdot LA} \quad (4.2.20)$$

Por otro lado,  $J_{w \text{ Min}} \cong 0$ , pero a los fines del cálculo puede considerarse un valor extremadamente bajo por ejemplo:  $J_{w \text{ Min}} \cong 10^{-20} \cdot J_{w \text{ Max}}$ , este valor arbitrario permitirá luego, de acuerdo a la necesidad, operar con logaritmos. Así queda que:

$$\text{“Cuando } \theta_0\text{:” } J_{w \text{ Min}} \cong 3 \cdot 10^{-22} \cdot \frac{4\pi K_{Sat} \cdot L_r}{\ln(\beta^2/a^2) \cdot LA} \quad (4.2.21)$$

Pero por la ecuación 4.2.18,  $J_{w \text{ Min}}$  también es igual a:

$$\text{“Cuando } \theta_0\text{:” } J_{w \text{ Min}} = \frac{4\pi K_{Sat} \cdot (\theta_0/\theta_{Sat})^{(2b+3)} \cdot L_r}{\ln(\beta^2/a^2) \cdot LA} \cdot [\Psi^*_S \cdot (\theta_0/\theta_{Sat})^{-b} - \Psi_r] \quad (4.2.22)$$

Donde  $\Psi_r$  en el suelo seco es un valor similar al potencial hídrico foliar en el preamanecer, en una planta fuertemente estresada (e.g., -1,5 MPa)<sup>30</sup>. Y, como  $\Psi_s^*$  es similar a 0, entonces:

$$\text{“Cuando } \theta_0: \Psi_s^* \cdot (\theta_0/\theta_{Sat})^{-b} - \Psi_r = 1,5 ; \text{ y } J_{w Min} = 1,5 \cdot \frac{4\pi K_{Sat} \cdot (\theta_0/\theta_{Sat})^{(2b+3)} \cdot L_r}{\ln(\beta^2/a^2) \cdot LA}$$

(4.2.23)

Por las igualdades 4.2.21 y 4.2.23 puede afirmarse que:

$$3 \cdot 10^{-22} \cdot \frac{4\pi K_{Sat} \cdot L_r}{\ln(\beta^2/a^2) \cdot LA} - 1,5 \cdot \frac{4\pi K_{Sat} \cdot (\theta_0/\theta_{Sat})^{(2b+3)} \cdot L_r}{\ln(\beta^2/a^2) \cdot LA} = 0 \quad (4.2.24)$$

Reordenando y aplicando logaritmos, puede demostrarse que:

$$3 \cdot 10^{-22} \cdot \frac{4\pi K_{Sat} \cdot L_r}{\ln(\beta^2/a^2) \cdot LA} = 1,5 \cdot \frac{4\pi K_{Sat} \cdot L_r}{\ln(\beta^2/a^2) \cdot LA} \cdot (\theta_0/\theta_{Sat})^{(2b+3)} \quad (4.2.25)$$

$$(\theta_0/\theta_{Sat})^{(2b+3)} = 2 \cdot 10^{-22}$$

$$\frac{\theta_0^{(2b+3)}}{\theta_{Sat}^{(2b+3)}} = 2 \cdot 10^{-22}$$

$$\theta_0^{(2b+3)} = 2 \cdot 10^{-22} \cdot \theta_{Sat}^{(2b+3)}$$

$$(2b+3) \cdot \ln \theta_0 = \ln 2 \cdot 10^{-22} + (2b+3) \cdot \ln \theta_{Sat}$$

$$\ln \theta_0 = \frac{-22+(2b+3) \cdot \ln \theta_{Sat}}{(2b+3)}$$

$$\theta_0 = \exp \left[ \frac{-22+(2b+3) \cdot \ln \theta_{Sat}}{(2b+3)} \right] \quad (4.2.26)$$

Con lo que queda demostrado que  $\theta_0$  es un valor deducible a partir de la pendiente de la curva de capacidad hídrica del suelo b y de la  $\theta_{Sat}$  del suelo.

---

<sup>30</sup> El potencial hídrico foliar en pre-amanecer ( $\Psi_{PD}$ ) “puede considerarse similar” al  $\Psi$  del suelo en contacto con las raíces. Sin embargo muchas veces  $\Psi_{PD}$  es mucho más bajo que  $\Psi$  del suelo debido al fenómeno conocido como “pre-dawn disequilibrium” (Donovan *et al.*, 1999), debido a la ocurrencia de transpiración nocturna, y también a la acumulación de solutos en el xilema durante la noche.

Si tenemos en cuenta los valores que puede tomar  $K_{\text{Sat}}$ ,  $\theta_{\text{Sat}}$  y  $\theta_0$  para tipos contrastantes de suelo (tabla 3.3.1), mediante el modelo podemos simular  $K$ ,  $k_{L \text{ Suelo}}$  y  $k_L$  para los distintos valores que puede tomar FTSW y graficar estas las relaciones.

Tabla 3.3.1: Valores típicos de conductividad hidráulica en suelo saturado ( $K_{\text{Sat}}$ ), humedad a saturación ( $\theta_{\text{Sat}}$ ) y humedad edáfica mínima ( $\theta_0$ ), en distintos tipos de suelo (según Clapp y Hornberger, 1978; y Baver *et al.*, 1972; National Soil Survey USDA, 2011)\*.

Suelo	b	$K_{\text{Sat}}$ ( $\text{cm}^2 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ )	$\theta_{\text{Sat}}$ ( $\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ )	$\theta_0$ ( $\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ )
Arenoso	4,05	9,93	0,13	0,06
Franco	5,39	4,63	0,28	0,13
Arcilloso	11,14	1,74	0,43	0,31

\* b,  $K_{\text{Sat}}$ , y la  $\theta_{\text{Sat}}$  son parámetros inherentes al suelo y a su textura; y  $\theta_0$  se calcula por la ec. 4.2.26.

Cabe aclarar que variaciones de FTSW pueden darse dentro de escalas temporales que van desde unos pocos días hasta una estación de crecimiento. Por lo que la simulación, usando distintos FTSW, mostrará lo que pasaría entre distintas situaciones de déficit hídrico en esa escala de tiempo, *e.g.*, distintos cultivos que han crecido con distintas humedades de suelo en una estación, o un mismo cultivo cuyo suelo se ha ido secando a lo largo de la temporada.

Como ejemplo, para simular, consideramos un  $a$  de 0,1 cm, un  $\beta$  de 5 cm, una LA de 5 m<sup>2</sup>, un  $L_r$  de 500 cm, un  $k_{L \text{ Planta}}$  de 14 mmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>·MPa<sup>-1</sup> (que corresponde a una planta transpirando 10 mmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, cuando la diferencia entre el  $\Psi_L$  de preamanecer y el  $\Psi_L$  a mediodía es de 0,71 MPa), y un  $\Psi_S$  a saturación ( $\Psi_S^*$ ) de 0,01 MPa. Además se consideraron las variables edáficas  $K$  y  $b$  tabuladas en la tabla 3.3.1 para suelos arenoso, franco y arcilloso.

Cuando calculamos la conductividad del suelo ( $K$ ) y la conductancia del tramo suelo-hoja ( $k_L$ ) a partir de todos los parámetros correspondientes a los distintos tipos de suelo y los graficamos con respecto a la FTSW (figura 4.2.1), se dilucidan las controversias sobre si las respuestas de la planta dependen del  $\Psi_S$  o de la FTSW. En efecto, mientras  $K$  decrece en forma exponencial a medida que decrece FTSW, con una pendiente, tanto más pronunciada, cuanto más arenoso es el suelo;  $k_L$  decrece con un patrón “sigmoide” que copia al que han mostrado las evidencias experimentales observadas por un gran número de investigadores, en diversas variables de

respuesta y en distintos cultivos (figura 3.3.1; Pellegrino *et al.*, 2006; Sadras y Milroy, 1995; Millar *et al.*, 1971).

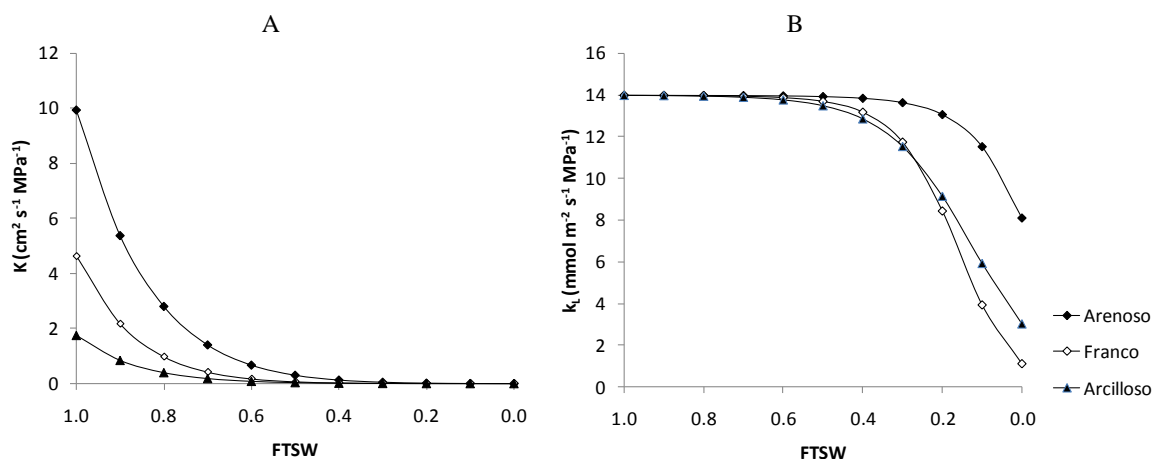


Figura 4.2.1: Relaciones simuladas entre la conductividad hidráulica ( $K$ ) y la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW; A); y entre la conductancia hidráulica suelo-hoja ( $k_L$ ) y la FTSW (B), en suelos arenoso ( $K_{\text{Sat}} = 9,93 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ;  $b = 4,05 \blacklozenge$ ), franco ( $K_{\text{Sat}} = 4,63 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ;  $b = 5,39; \diamond$ ) y arcilloso ( $K_{\text{Sat}} 1,74 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ;  $b = 11,14; \blacktriangle$ ). Para los tres modelos se ha considerado un  $k_{L\text{Planta}}$  de  $14 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ .

Esto significa que  $k_L$  depende de FTSW de manera que, mantiene su valor máximo siempre que FTSW es mayor a un determinado valor de umbral (*e.g.*, FTSW alrededor de 0,4 ó 0,5); y decrece linealmente en función de la disminución de FTSW por debajo de ese umbral, hasta alcanzar el valor mínimo a FTSW 0.

La relación sigmoide entre  $k_L$  y FTSW se debe fundamentalmente a dos aspectos; el primero la dependencia exponencial entre  $K$  y FTSW; y el segundo a que, en un circuito con dos conductancias en serie (a y b) como es el que se estudia, la conductancia combinada c de todo el circuito (*i.e.*,  $k_L$ ) es igual al cociente entre el producto de a x b, y la suma de a + b (ver ec. 3.1.7).

Como puede observarse en la figura 4.2.1 el umbral de FTSW en el que comienza a disminuir  $k_L$  varía con la textura del suelo; pero, luego de este umbral, la caída de  $k_L$  tiene una pendiente similar para las distintas texturas. La textura del suelo tiene una influencia nula sobre el valor de  $k_L$  máxima *-i.e.*, el valor de  $k_L$  en la meseta inicial de la figura 4.2.1B—; pero una gran influencia sobre el valor de  $k_L$  mínima *-i.e.*, el valor de  $k_L$  cuando FTSW = 0.

Por otro lado,  $k_{LPlanta}$  también ejerce un efecto sobre los valores que puede tomar  $k_L$  como consecuencia del decaimiento de la FTSW (ec. A.1.12). Esto podemos comprobarlo al simular los valores de  $K$  y  $k_L$  a medida que la FTSW decae para el mismo suelo franco de la figura 4.2.1, pero en este caso haciendo variar  $k_{LPlanta}$  para que tome distintos valores (*e.g.*, 12, 14 y 16  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$ ). Como puede observarse en la figura 4.2.2,  $k_{LPlanta}$  tiene una gran influencia sobre el valor de  $k_L$  máxima –*i.e.*, el valor de  $k_L$  en el plateau inicial de la figura 4.2.2 B. Y, cuanto mayor es  $k_{LPlanta}$ , mayor es  $k_L$  máxima. Pero, por otro lado  $k_{LPlanta}$  tiene una muy escasa influencia sobre el valor de  $k_L$  mínima – *i.e.*, el valor de  $k_L$  cuando  $\text{FTSW} = 0$ .

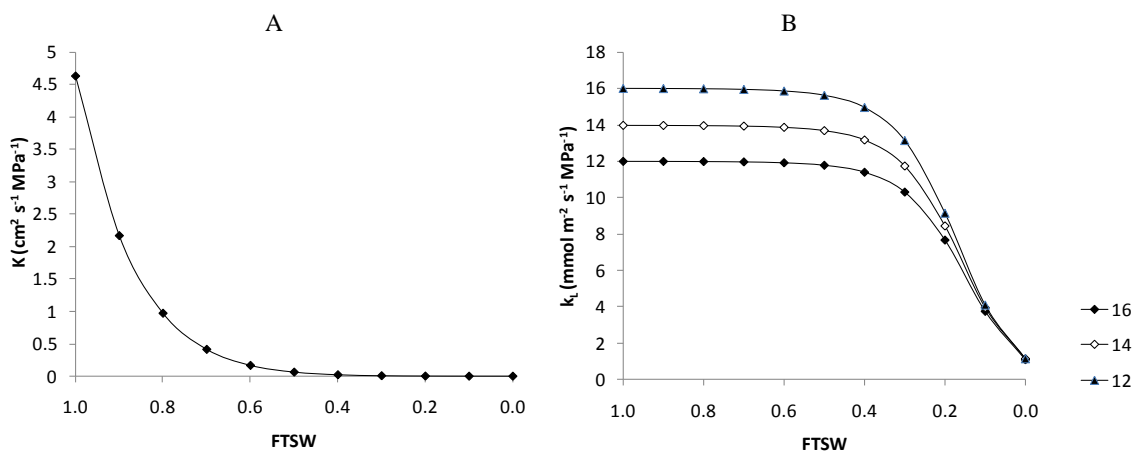


Figura 4.2.2: Relaciones simuladas entre la conductividad hidráulica ( $K$ ) y la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW; A); y entre la conductancia hidráulica suelo-hoja ( $k_L$ ) y la FTSW (B); para  $k_{LPlanta}$  de 12 ( $\blacktriangle$ ), 14 ( $\diamond$ ) y 16  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$  ( $\blacklozenge$ ). Para los tres modelos se ha considerado un suelo franco ( $K_{\text{Sat}} = 4,63 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ;  $b = 5,39$ ).

Debido a que  $\Psi_L$  depende linealmente de  $k_L$  (ver ec. 3.1.8), esta variable y todas las variables que de ella dependen (*e.g.*, y como demostraremos más adelante,  $g_s$ ,  $E$ ,  $\text{RSWC}$ ,  $\Psi_p$ ,  $LA$ ) van a ser función de la FTSW con un patrón similar de decaimiento.

En resumen, los resultados de la simulación que se incluyen en las figuras 4.2.1 y 4.2.2 obtenidos usando las ecuaciones 4.2.17 y 4.2.26, prueban la hipótesis H 2 que decía que:

“La conductancia hidráulica suelo-planta ( $k_L$ ; que comprende las conductancias individuales del suelo y de la planta), depende de la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW), de modo que a medida que baja FTSW,  $k_L$  decae con un patrón sigmoide típico.”

También se puede simular qué sucede con  $k_L$  a lo largo del día – *i.e.*, a una escala diaria–, cuando se supone que la humedad del suelo y su FTSW permanecen prácticamente constantes. En este caso lo que varía a lo largo del día es la  $k_{LPlanta}$ , ya que por acción de las acuaporinas de la raíz (ver punto 3.3 en el capítulo 3), la  $k_{LPlanta}$  aumenta desde la madrugada hasta mediodía y luego disminuye hasta alcanzar los valores mínimos durante la noche (Vandeleur *et al.*, 2009). Para simular esta situación hemos considerado las variaciones diarias que pueden darse en dos cultivos; uno, por ejemplo, más vigoroso con una  $k_{Lplanta}$  máxima de  $16 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ , y otro menos vigoroso, con una  $k_{Lplanta}$  máxima de  $12 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ . En la simulación, ambos que sufren una variación diaria de  $k_{LPlanta}$ , idéntica a la observada por Vandeleur *et al.* (2009) en vid; y están creciendo en un suelo franco ( $K_{Sat} = 4,63 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ;  $b = 5,39$ ), con dos niveles de FTSW (0,8 que se considera sin déficit hídrico y 0,2 considerado como con déficit hídrico severo). En la figura 4.2.3 se grafica la variación diaria de  $k_L$  en función de  $k_{LPlanta}$  resultante de esta simulación. Allí puede observarse que, a lo largo del día, y debido a que FTSW permanece constante,  $k_L$  muestra una evolución similar a  $k_{LPlanta}$ , siendo sus valores más elevados cuanto mayor es  $k_{LPlanta}$  y FTSW.

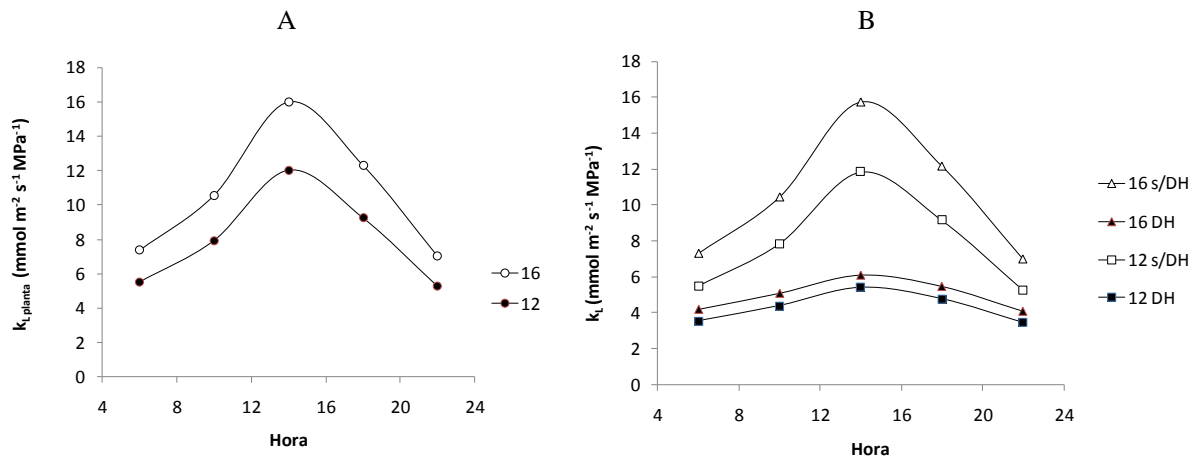


Figura 4.2.3: Variación diaria simulada de la conductancia hidráulica del tramo suelo-hoja ( $k_L$ ; B), en función de cómo varía diariamente  $k_{L,planta}$  (A), en un suelo franco ( $K_{Sat} = 4,63 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ;  $b = 5,39$ ) y con dos niveles de FTSW –sin déficit hídrico (s/DH): FTSW 0,8; y con déficit hídrico (DH): FTSW 0,2. Se consideran dos niveles de  $k_{L,planta}$  máximos –16 y 12  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$  simbolizados como 16 y 12 respectivamente. Las variaciones de  $k_{L,planta}$  surgen de un meta-análisis de los datos de Vandeleur *et al.* (2009).

### 4.3 Demostración de la dependencia funcional de la conductancia estomática ( $g_s$ ) con respecto a la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW) y a la demanda evaporativa de la atmósfera (D)

Puede considerarse que el modelo de Buckley, Mott y Farquhar (2003) resulta incompleto pues en él solo se muestra que la conductancia ( $g_s$ ) depende del déficit de presión de vapor de la capa límite ( $D_b$ ) y no del de la atmósfera (D). El  $D_b$  puede llegar a ser muy distinto al D. Sobre todo cuando los estomas están bien abiertos y no hay viento.

La diferencia entre  $D_b$  y D pueden modelarse para mostrar estas diferencias. Para ello se parte de entender que la transpiración (E), cuando se la considera desde la capa límite, es igual a:

$$E = g_s \cdot \frac{(e_s(\tau_L) - e_b)}{P_a} = g_s \cdot D_b / P_a \quad (3.4.7).$$

Donde:  $e_b$  es la presión de vapor en la capa límite y  $D_b$  es el déficit de presión de vapor en la capa límite y a la temperatura de la hoja, ambos en {MPa}.

Pero, cuando a esa misma E se la considera desde la atmósfera, es igual a:

$$E = (g_s^{-1} + g_b^{-1})^{-1} \cdot \frac{(e_s(\tau_L) - e_a)}{P_a} = (g_s^{-1} + g_b^{-1})^{-1} \cdot D / P_a \quad (3.1.9).$$

Donde D es el déficit de presión de vapor de la atmósfera a la temperatura de la hoja {MPa}.

Luego dividiendo E en 3.1.9, por E en 3.4.7, e igualando a 1, se puede determinar que  $D_b$  depende de D, de la conductancia estomática y de la conductancia de la capa límite –que a su vez depende del viento y de la dimensión característica de la hoja– (ec. 4.3.1)

$$D_b = D \cdot \left(1 + \frac{g_s}{g_b}\right)^{-1} \quad (4.3.1)$$

Donde:

$$g_b = 1,4 \cdot 0,147 \sqrt{u/0,8 \cdot w_L} \quad (3.5.8; \text{Campbell y Norman, 1998, ver punto 3.5 en el Cap. 3}).$$

Simulando las diferencias porcentuales entre D y  $D_b$  ( $\Delta D$ ) para un día típico de verano en Mendoza (28° C de temperatura foliar y 26% de humedad relativa), puede observarse cómo a pesar de que la conductancia de la capa límite crece mucho a medida que aumenta el viento,  $\Delta D$  nunca se acerca al valor 0, sobre todo cuando los estomas están bien abiertos (figura

4.3.1). En las condiciones de viento que imperan en Mendoza, durante la mayor parte de los días, en la temporada de primavera y verano –i.e.,  $u = 1,3 \text{ m s}^{-1}$ –,  $D_b$  puede ser entre un 12 y un 35% menor a  $D$  –para  $g_s$  entre 100 y 400  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

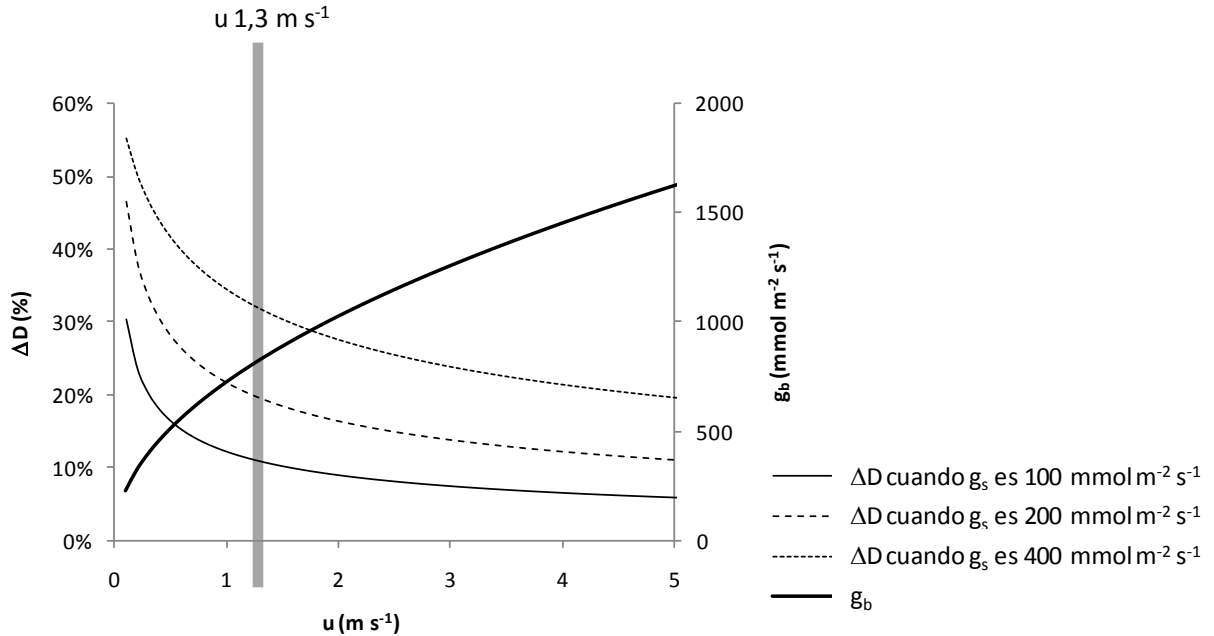


Figura 4.3.1: Diferencia de déficit de presión de vapor entre atmósfera y capa límite ( $\Delta D$ ) vs. viento ( $u$ ), a distintas conductancia estomáticas ( $g_s$ ); y conductancia de la capa límite foliar ( $g_b$ ) vs. viento, en un día típico de verano, en Mendoza, Argentina. La línea vertical gris es la velocidad promedio del viento en la localidad. ( $\Delta D$  es la diferencia porcentual entre el déficit de presión de vapor de la atmósfera – $D$ – y de la capa límite – $D_b$ –, tomando como base a  $D$ ).

De todas maneras, puede demostrarse que, en el modelo de Buckley, Mott y Farquar (Buckley *et al.*, 2003), la  $g_s$  sí depende en parte del déficit de presión de vapor de la atmósfera ( $D$ ), y que además también depende de FTSW.

Para demostrar esto, se parte del modelo original de Buckley, Mott y Farquhar (Buckley *et al.*, 2003; eq. 3.4.10; ver punto 3.4.2 en el capítulo 3):

$$g_s = \frac{\chi \cdot (-\Psi_{\pi g} + \Psi_{\pi e} - M \cdot \Psi_s + M \cdot \Psi_{\pi e})}{1 - \chi \cdot (M \cdot k_L^{-1} - f_g \cdot r_g) \cdot \frac{D_b}{P_a}} \quad (3.4.10)$$

Y, si consideramos:



$$\chi \cdot (-\Psi_{\pi g} + \Psi_{\pi e} - M \cdot \Psi_S + M \cdot \Psi_{\pi e}) = n \quad (4.3.1), \quad \text{y} \quad \frac{\chi \cdot (M \cdot k_L^{-1} - f_g \cdot r_g)}{P_a} = m \quad (4.3.2)$$

La  $g_s$  puede expresarse como:  $g_s = \frac{n}{1 - m \cdot D_b}$  (4.3.3), luego:

$$g_s \cdot (1 - m \cdot D_b) = n$$

$$g_s - m \cdot D_b \cdot g_s = n \quad (4.3.4)$$

Y, sustituyendo 4.3.4 por su equivalente en 4.3.1:

$$g_s - m \cdot \frac{D}{\left(1 + \frac{g_s}{g_b}\right)} \cdot g_s = n \quad (4.3.5)$$

Por una serie de transformaciones matemáticas la ec. 4.3.5 puede expresarse como la ec. 4.3.6:

$$g_s - n = m \cdot \frac{D}{\left(1 + \frac{g_s}{g_b}\right)} \cdot g_s$$

$$(g_s - n) \cdot \left(1 + \frac{g_s}{g_b}\right) = m \cdot D \cdot g_s$$

$$(g_s - n) \cdot \left(1 + \frac{g_s}{g_b}\right) - m \cdot D \cdot g_s = 0$$

$$g_s + \frac{g_s^2}{g_b} - n - \frac{n}{g_b} \cdot g_s - m \cdot D \cdot g_s = 0$$

$$\frac{1}{g_b} \cdot g_s^2 + \left(1 - \frac{n}{g_b} - m \cdot D\right) \cdot g_s - n = 0 \quad (4.3.6)$$

La  $g_s$  puede resolverse como la raíz positiva de la ecuación 4.3.6 –que es una función de 2° grado. Por lo que  $g_s$  queda definida por la ec. 4.3.7, demostrando que depende en parte de  $k_L$  y como ésta última depende de FTSW de acuerdo a la ec. 4.2.17, resulta que  $g_s$  depende en parte de FTSW:

$$g_s = \frac{-\left(1 - \frac{n}{g_b} - m \cdot D\right) + \sqrt{\left(1 - \frac{n}{g_b} - m \cdot D\right)^2 - 4 \cdot g_b^{-1} \cdot n}}{2 \cdot g_b^{-1}} \quad (4.3.7)$$

$$\text{Donde:} \quad n = \chi \cdot (-\Psi_{\pi g} + \Psi_{\pi e} - M \cdot \Psi_S + M \cdot \Psi_{\pi e}) \quad (4.3.1)$$

$$m = \frac{\chi \cdot (M \cdot k_L^{-1} - f_g \cdot r_g)}{P_a} \quad (4.3.6)$$

Realizando una simulación con la ecuación 4.3.7, se puede probar que  $g_s$  depende linealmente de  $k_L$  y por lo tanto responde a la disminución de la FTSW con un patrón de decaimiento sigmoïdal muy parecido al de  $k_L$  vs. FTSW. Para demostrar esto, calculamos  $g_s$  mediante la ec. 4.3.7, teniendo en cuenta los valores de  $k_L$  obtenidos por simulación en el punto 4.2 para distintas FTSW, en un suelo franco. Las condiciones ambientales consideradas fueron las típicas para un día de verano en Mendoza ( $u$ : 1,3  $m\ s^{-1}$ ,  $T_a$ : 29,9° C,  $T_L$ : 28° C, HR: 26%,  $D_{TL}$ : 27,9 hPa,  $P_a$ : 930 hPa) y se consideraron como parámetros de la planta los observados por Buckley *et al.* (2003) en *Vicia faba* ( $M$ : 0,98;  $\chi$ : 105  $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}\ MPa^{-1}$ ;  $\Psi_{\pi g}$ : -4.8 MPa; y  $f_g \cdot r_g = 7 \cdot (M \cdot k_L^{-1})$ ).

La simulación resultante mostró que cuando FTSW pasó de 1 a 0,  $k_L$  disminuyó de 14 a 2,39  $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}\ MPa^{-1}$ ;  $g_s$  pasó de 377 a 63  $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$  (figura 4.3.2).

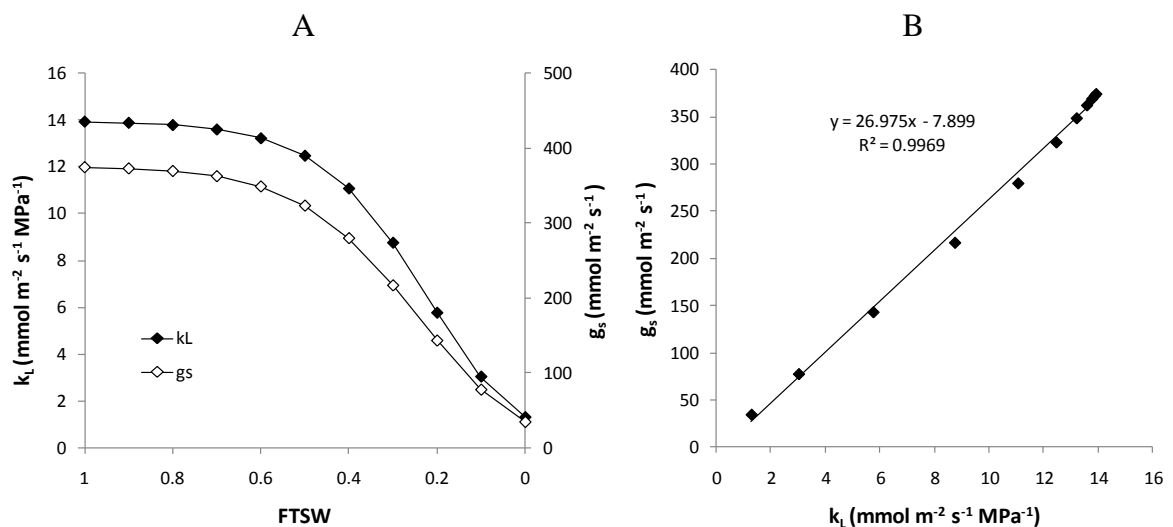


Figura 4.3.2: A: Variaciones de las conductancias estomática ( $g_s$ ) e hidráulica ( $k_L$ ) simuladas in vitro para un clima típico de verano en Mendoza, a medida que el suelo se seca y la FTSW decae; y B: relación entre  $g_s$  y  $k_L$ .

Los resultados de la simulación, en la figura 4.3.2, explican dos importantes aspectos observados empíricamente por muchos investigadores, en distintas oportunidades y en diversas especies de plantas. El primero es que  $g_s$  y  $k_L$  están lineal y estrechamente asociadas, por una razón puramente hidráulica; aunque por ahora no podemos afirmar a qué responde la pendiente de esta relación (Franks, 2004; Schultz, 2003, Meinzer, 2002; Hubbard *et al.*, 2001; Meinzer *et al.*, 1995; Saliendra *et al.*, 1995; Meinzer y Grantz, 1990). El segundo es que, las

relaciones observadas por muchos investigadores entre la transpiración o la asimilación de carbono y la FTSW (Pellegrino *et al.*, 2006; Sadras y Milroy, 1995; Millar *et al.*, 1971) siguen el típico patrón de decaimiento sigmoideal a medida que el suelo se seca, porque dependen de  $g_s$  que sigue el mismo patrón por motivos también puramente hidráulicos.

El patrón de decaimiento sigmoideal de  $g_s$ , a medida que FTSW disminuye, depende de los valores que tome el potencial osmótico de las células oclusivas  $\Psi_{\pi g}$  (figura 4.3.3). Y éste, probablemente aumente, a medida que FTSW disminuye, como consecuencia de la acción del ABA sobre los estomas.

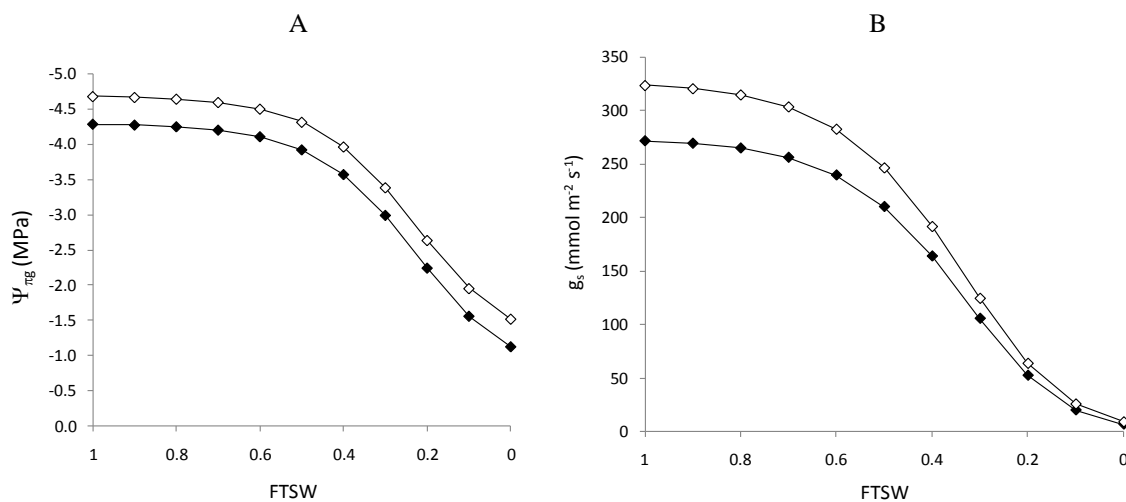


Figura 4.3.3: Disminución simulada de  $g_s$  a medida que disminuye la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW; B), en función de dos niveles de ajuste del potencial osmótico de las células oclusivas ( $\Psi_{\pi g}$ ; A).

En resumen, mediante las simulaciones realizadas en este apartado, usando las ec. 4.3.7 y 4.2.17, se prueba la hipótesis H 3 que decía que:

“Debido a que la conductancia estomática ( $g_s$ ) depende en parte de la conductancia hidráulica del sistema suelo-planta ( $k_L$ ), también depende en parte de la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW), de modo que a medida que baja FTSW,  $g_s$  también decae con un patrón sigmoide típico.”

El mecanismo que formaliza la ec. 4.3.7 y que ponen en evidencia las simulaciones de las figuras 4.3.2 y 4.3.3 tienen una importancia agrícola fundamental, ya que establece las bases para diseñar manejos de riego, que eviten tanto el derroche de agua, como el estrés severo de los cultivos.

#### 4.4 El significado de la relación entre la conductancia estomática ( $g_s$ ) e hidráulica suelo-hoja ( $k_L$ )

La relación lineal entre  $g_s$  y  $k_L$ , probada teóricamente por la extensión del modelo de Buckley, Mott y Farquhar (Buckley *et al.*, 2003), realizada en el punto 4.3, tiene importancia en cuanto a que define en buena medida la hidratación y turgencia foliar, según se desprende del modelo desarrollado en el punto 4.1. A pesar de la relevancia que le han brindado a esta relación diversos investigadores (Hubbard *et al.*, 2001; Tyree y Zimmermann, 2002; Buckley, 2005; Lovisolo *et al.*, 2010), aún no se sabe qué mecanismo determina su pendiente ( $B_{gs}$ ) en distintos genotipos (Buckley, 2005).

Para intentar individualizar de qué parámetros de la planta –o sea de qué invariantes propios del genotipo– podría depender  $B_{gs}$ , se recurrió a derivar el modelo de Buckley, Mott y Farquhar (Buckley *et al.*, 2003; ec. 3.4.17).

En efecto  $B_{gs}$  es la derivada parcial de  $g_s$  con respecto a  $k_L$  ( $\frac{\partial g_s}{\partial k_L}$ ), en la ec. 3.4.10 (punto 3.4.2

en el capítulo 3): 
$$g_s = \frac{\chi \cdot (-\Psi_{\pi g} + \Psi_{\pi e} - M \cdot \Psi_S + M \cdot \Psi_{\pi e})}{1 - \chi \cdot (M \cdot k_L^{-1} - f_g \cdot r_g) \cdot \frac{D_b}{P_a}} \quad (3.4.10).$$

Donde,  $\Psi_{\pi g}$  y  $\Psi_{\pi e}$  son los potenciales osmóticos de las células oclusivas y epidérmicas respectivamente;  $M$  es la ventaja mecánica de la epidermis;  $\Psi_S$  es el potencial hídrico del suelo;  $k_L$  es la conductancia hidráulica suelo-hoja;  $r_g$  es la resistencia hidráulica de las células oclusivas;  $f_g$  es la proporción de la transpiración total atribuible a las células oclusivas,  $D_b$  es el déficit de presión de vapor de la capa límite de la hoja,  $P_a$  es la presión atmosférica y  $\chi$  es una constante de proporcionalidad.

Para resolver esta derivada, la ec. 3.4.10 se reordena con lo que queda como:

$$g_s = \frac{\chi \cdot (-\Psi_{\pi g} + \Psi_{\pi e} - M \cdot \Psi_S + M \cdot \Psi_{\pi e})}{(1 - \chi \cdot \frac{D_b}{P_a} \cdot f_g \cdot r_g) - \chi \cdot \frac{D_b}{P_a} \cdot M \cdot k_L^{-1}} \quad (3.4.10')$$

Esta ecuación 3.4.10' puede escribirse en forma simplificada como:  $g_s = \frac{a}{c-b \cdot k_L^{-1}}$  (4.4.1)

Donde:  $a = \chi \cdot (\Psi_{\pi e} - \Psi_{\pi g} - M \cdot \Psi_s + M \cdot \Psi_{\pi e})$  (4.4.2),  $b = \chi \cdot \frac{D_b}{P_a} \cdot M$  (4.4.3), y

$$c = 1 - \chi \cdot \frac{D_b}{P_a} \cdot f_g \cdot r_g$$

Por la regla del cociente  $\frac{\partial g_s}{\partial k_L} = \frac{(a)' \cdot (c-b \cdot k_L^{-1}) - a \cdot (c-b \cdot k_L^{-1})'}{(c-b \cdot k_L^{-1})^2}$

Derivando:  $(a)' = 0$ , y  $(c-b \cdot k_L^{-1})' = b \cdot k_L^{-2}$ , entonces:

$$\frac{\partial g_s}{\partial k_L} = \frac{-a \cdot b \cdot k_L^{-2}}{(c-b \cdot k_L^{-1})^2}; \quad \frac{\partial g_s}{\partial k_L} = \frac{-a \cdot b \cdot k_L^{-2}}{c-2 \cdot c \cdot b \cdot (k_L^{-1}) + [b \cdot (k_L^{-1})]^2}$$

$$\frac{\partial g_s}{\partial k_L} = \frac{-a \cdot b \cdot k_L^{-2}}{c-2 \cdot c \cdot b \cdot (k_L^{-1}) + b^2 \cdot k_L^{-2}} \quad (4.4.4)$$

Luego, sustituyendo a y b de la ec. 4.4.4 por sus equivalentes en 4.4.2 y 4.4.3:

$$B_{gs} = \frac{-\chi^2 \cdot (\Psi_{\pi e} - \Psi_{\pi g} - M \cdot \Psi_s + M \cdot \Psi_{\pi e}) \cdot \frac{D_b}{P_a} \cdot M \cdot k_L^{-2}}{1 - \chi \cdot \frac{D_b}{P_a} \cdot f_g \cdot r_g - 2 \cdot \left(1 - \chi \cdot \frac{D_b}{P_a} \cdot f_g \cdot r_g\right) \cdot \chi \cdot \frac{D_b}{P_a} \cdot M \cdot (k_L^{-1}) + \left(\chi \cdot \frac{D_b}{P_a} \cdot M\right)^2 \cdot k_L^{-2}} \quad (4.4.5)$$

De la ecuación 4.4.5, se desprende que  $B_{gs}$  depende de variables fisiológicas como los potenciales osmóticos de la epidermis y de las células oclusivas, de la ventaja mecánica de la epidermis, de la conductancia hidráulica de la planta, y de la conductancia hidráulica de los estomas; y de variables ambientales como la humedad atmosférica y el viento. Es posible que alguna de estas variables tenga un mayor peso en la determinación de  $B_{gs}$ . No parece realista pensar que  $k_L$  sea una variable clave en esta determinación. La teoría indica que  $B_{gs}$  se mantiene aproximadamente fijo para un determinado genotipo, en un amplio rango de condiciones de déficit hídrico (ver la simulación de la figura 4.3.2), rango dentro del cual  $k_L$  puede tomar una amplia gama de valores. Tampoco el ajuste osmótico de la epidermis es un candidato del todo interesante, pues puede variar por situaciones de estrés hídrico, aunque su rol no puede ser descartado. Lo mismo puede afirmarse de la conductancia hidráulica de los estomas. Las condiciones ambientales tampoco son buenas candidatas, ya que no tienen nada que ver con el genotipo. Resulta más plausible que  $B_{gs}$  dependa fuertemente de las relaciones mecánicas que se establecen entre la epidermis y los estomas (*i.e.*, de la ventaja mecánica de la epidermis  $M$ , ver punto 3.4.2 en el capítulo 3). También, una distinta sensibilidad de las

células oclusivas al ABA, como la que Tardieu y Simonneau (1998) suponen que se da en plantas isohídricas y anisohídricas, podría ser en parte responsable de las diferencias de  $B_{gs}$  entre genotipos, a través de diferencias provocadas en el potencial osmótico de las células oclusivas ( $\Psi_{\pi g}$ ).

Cuando se calcula  $B_{gs}$ , usando la ec. 4.4.5 se puede ver que depende inversamente y en forma casi lineal de  $M$ , aunque sus valores son influenciados por  $\Psi_{\pi g}$ . Esto surge, por ejemplo simulando  $B_{gs}$  con las mismas condiciones utilizadas en la simulación de  $g_s$  que se realizó en la figura 4.3.3 (figura 4.4 1).

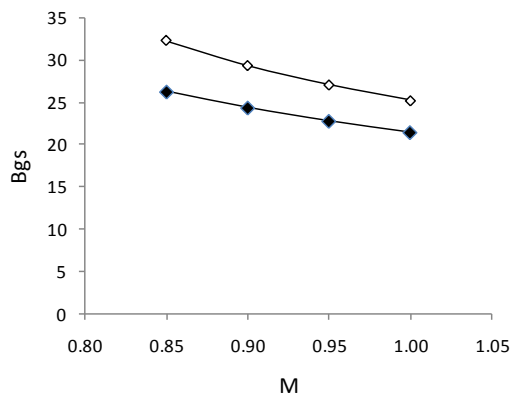


Figura 4.4.1: Pendientes de la relación de conductancias  $g_s:k_L$  ( $B_{gs}$ ), a medida que varía la ventaja mecánica de la epidermis ( $M$ ), considerando que las células oclusivas acumulan más (◇) o menos solutos (◆).

## 4.5 Integrando el modelo de regulación hídrica de las plantas

Integrando los componentes desarrollados en los puntos 4.1, 4.2 y 4.3, el modelo de regulación hídrica foliar queda delineado de la siguiente manera:

**Modelo teórico de regulación hídrica de las plantas:**

$$\Psi_p = \varepsilon \cdot (RSWC - 1) - \Psi_{\Pi 100} \quad (4.1.26)$$

$$RSWC = \frac{\varepsilon + \Psi_S + \Psi_{\Pi 100} - \frac{e_s(T_L)^{-e_a}}{(g_s^{-1} + g_b^{-1}) \cdot P_a \cdot k_L} + \sqrt{\left[ \varepsilon + \Psi_S + \Psi_{\Pi 100} - \frac{e_s(T_L)^{-e_a}}{P_a \cdot (g_s^{-1} + g_b^{-1}) \cdot k_L} \right]^2 - 4\varepsilon \cdot \Psi_{\Pi 100}}}{2\varepsilon} \quad (4.1.25)$$

Donde:

$$e_s(T_L) = 6,11 \cdot \exp\left(\frac{17,502 \cdot T_L}{T_L + 240,97}\right) \quad (3.1.10; \text{ec. de Teten; Buck, 1981})$$

$$T_L = T_a + \frac{R_{abs} - \varepsilon_s \sigma T_a^4 - \lambda \left( \frac{g_s \cdot g_b}{g_s + g_b} \right) \frac{D}{P_a}}{c_p(g_r + g_{Ha}) + \lambda \left( \frac{g_s \cdot g_b}{g_s + g_b} \right) \frac{\Delta}{P_a}} \quad (3.5.17; \text{Campbell y Norman, 1998})$$

$$g_b = 1,4 \cdot 0,147 \sqrt{u/0,8 \cdot w_L} \quad (3.5.8; \text{Campbell y Norman, 1998})$$

$$g_s = \frac{-\left(1 - \frac{n}{g_b} - m \cdot D\right) + \sqrt{\left(1 - \frac{n}{g_b} - m \cdot D\right)^2 - 4 \cdot g_b^{-1} \cdot n}}{2 \cdot g_b^{-1}} \quad (4.3.7)$$

$$n = \chi \cdot (-\Psi_{\pi g} + \Psi_{\pi e} - M \cdot \Psi_S + M \cdot \Psi_{\pi e}) \quad (4.3.1)$$

$$m = \frac{\chi \cdot (M \cdot k_L^{-1} - f_g \cdot r_g)}{P_a} \quad (4.3.6)$$

$$k_L = \left[ \left( \frac{4\pi K_{Sat} \cdot \left[ \frac{\theta_0}{\theta_{Sat}} + \left(1 - \frac{\theta_0}{\theta_{Sat}}\right) \cdot FTSW \right]^{(2b+3)} \cdot L_r}{\ln(\beta^2/a^2) \cdot LA} \right)^{-1} + k_{Lplanta}^{-1} \right]^{-1} \quad (4.2.17)$$

$$\Psi_S = \Psi_S^* \cdot \left[ \frac{\theta_0}{\theta_{Sat}} + \left(1 - \frac{\theta_0}{\theta_{Sat}}\right) \cdot FTSW \right]^{-b} \quad (4.2.11)$$

$$\theta_0 = \exp\left[\frac{-22 + (2b+3) \cdot \ln \theta_{Sat}}{(2b+3)}\right] \quad (4.2.26)$$

$$FTSW = \frac{(\theta - \theta_0)}{(\theta_{Sat} - \theta_0 - 0,034)} \quad (4.2.3)$$

Donde:

b	Pendiente de la curva de capacidad hídrica edáfica
$c_p \{J \text{ mmol}^{-1} \text{ C}^{-1}\}$	Calor específico del aire a presión constante
$d \{cm\}$	Profundidad de las raíces
$D \{hPa\}$	Déficit de presión de vapor del aire
$e_a \{hPa\}$	Presión de vapor de la atmósfera
$e_{s(TL)} \{hPa\}$	Presión de vapor saturado a la temperatura de la hoja
$f_g$	Fracción de la transpiración foliar correspondiente a las células oclusivas
FTSW	Fracción de agua edáfica transpirable
$g_b \{mmol \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}\}$	Conductancia de la capa límite al vapor
$g_{Ha} \{mmol \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}\}$	Conductancia de la capa límite al calor
$g_r \{mmol \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}\}$	Conductancia radiativa
$g_s \{mmol \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}\}$	Conductancia estomática al vapor
$k_L \{mmol \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}\}$	Conductancia hidráulica específica del tramo suelo-hoja
$K_{sat} \{cm \text{ d}^{-1} \text{ MPa}^{-1}\}$	Conductividad hidráulica del suelo saturado
n	Variable auxiliar
m	Variable auxiliar
M	Ventaja mecánica de la epidermis
$P_a \{hPa\}$	Presión atmosférica
$r_g \{mmol^{-1} \text{ m}^2 \text{ s MPa}\}$	Resistencia hidráulica específica de las células oclusivas
$R_{abs} \{W \text{ m}^{-2}\}$	Radiación absorbida de onda corta y larga
RSWC	Contenido relativo de agua simplástica de la hoja
$T_a \{C\}$	Temperatura Celcius del aire
$T_L \{C\}$	Temperatura Celcius de la hoja
$T_a \{K\}$	Temperatura Kelvin del aire
$u \{m \text{ s}^{-1}\}$	Velocidad del viento
$W_L \{m\}$	Ancho de la hoja
$\alpha \{cm\}$	Constante dependiente de la geometría suelo-raíz
$\chi \{mmol \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}\}$	Factor de escala turgencia-conductancia estomática



$\Delta$ {hPa C <sup>-1</sup> }	Pendiente de la función de presión de vapor saturado con respecto a la temperatura
$\varepsilon$ {MPa}	Módulo global de elasticidad del tejido foliar
$\epsilon_s$	Emisividad de la superficie foliar
$\lambda$ {J mol <sup>-1</sup> }	Calor latente de vaporización del agua
$\Psi_{\Pi 100}$ {MPa}	Potencial osmmótico a turgencia máxima
$\theta_0$ {g g <sup>-1</sup> }	Humedad del suelo por debajo de la cual la planta sólo transpira menos de la décima parte de la transpiración máxima
$\theta_{Sat}$ {g g <sup>-1</sup> }	Humedad del suelo a saturación
$\sigma$ {W m <sup>-2</sup> K <sup>4</sup> }	Constante de Stefan-Boltzman
$\Psi_p$ {MPa}	Potencial de turgencia
$\Psi_{\pi g}$ {MPa}	Potencial osmótico de las células oclusivas
$\Psi_{\pi e}$ {MPa}	Potencial osmótico de la epidermis
$\Psi_s$ {MPa}	Potencial hídrico del suelo
$\Psi^*_s$ {MPa}	Potencial hídrico del suelo saturado (se supone 0,01 MPa)

El modelo muestra teóricamente que la hidratación y la turgencia foliares –*i.e.*, el RSWC y la  $\Psi_p$ – dependen de la oferta de agua edáfica, representada por la variable FTSW; y de la demanda evaporativa de la atmósfera, representada por las variables  $R_{abs}$ ,  $T_a$ ,  $u$ , y  $D$ . También, el modelo demuestra teóricamente que la hidratación y la turgencia foliares están reguladas por la interacción de cuatro mecanismos evitadores de la planta, la regulación de la conductancia hidráulica de la planta, la apertura estomática, los ajustes osmótico y de elasticidad de los tejidos –representados por las variables  $k_L$  (aunque más rigurosamente  $k_{Lplanta}$ ),  $g_s$ ,  $\Psi_{\Pi 100}$  y  $\varepsilon$  respectivamente. Debido a que  $k_L$  en el mediano plazo –*i.e.*, desde unos pocos días a unos cuantos meses–, depende teóricamente de la FTSW, con un patrón “típico sigmoide”, y que  $g_s$  depende de  $k_L$  en forma “aproximadamente lineal”, tanto RSWC, como  $\Psi_p$  –que a su vez son función de  $k_L$  y de  $g_s$ –, deben depender de FTSW con el mismo patrón, en el mediano plazo. Debido a que, a escala diaria,  $k_L$  depende teóricamente de  $k_{Lplanta}$  con un patrón “típico campanular”, y que  $g_s$ , como fue indicado, depende teóricamente de  $k_L$  en forma “aproximadamente lineal”, se espera que  $g_s$  copie con bastante aproximación el patrón campanular diario de  $k_L$ . A igualdad de oferta y demanda atmosférica dos genotipos uno “más

evitador” y otro “menos evitador” diferirán en su RSWC y la  $\Psi_p$  por la acción diferencial de sus mecanismos evitadores *-i.e.*, en última medida, por causas no hidráulicas. Esto es lo mismo que decir que los valores diferentes que tomen en ellos  $k_{L\text{planta}}$ ,  $g_s$ ,  $\Psi_{II100}$  y  $\varepsilon$  no se deberán a directamente a causas hidráulicas, sino a la interacción de sus genotipos con el ambiente, que logren definir determinadas propiedades bioquímicas, moleculares y morfológicas.

En resumen, basándose en las demostraciones obtenidas en los puntos 4.1; 4.2; y 4.3 de este capítulo y formalizadas por las ec. 4.1.26; 4.1.25; 3.1.10; 3.5.17; 3.5.8; 4.3.7; 4.3.1; 4.3.6; 4.2.17; 4.2.11; 4.2.26; y 4.2.3, se cumple con el primer objetivo planteado en la tesis que proponía

“Mediante formalizaciones matemáticas y utilizando leyes y principios físicos establecidos construir un modelo que plasme la dependencia funcional de la hidratación y la turgencia foliares con respecto a las variables de evitación del estrés y las variables ambientales.”

Todas estas afirmaciones teóricas, como hemos visto a lo largo de los capítulos 2 y 3, tienen una firme base física, por lo que es muy probable que sean ciertas en buena medida. De todas maneras la prueba de la hipótesis H 1 requiere poner a prueba fácticamente el modelo por medios experimentales. Esta prueba empírica del modelo es motivo del siguiente capítulo.

Pero antes, completando el esquema teórico, es conveniente decir que el modelo desarrollado formaliza el sistema de transporte de agua y de regulación hídrica foliar de las plantas, y que, por lo tanto, también puede conceptualizarse en la forma de un sistema. Este sistema puede ser entendido como una serie de estados o niveles, donde cada nivel depende de uno o varios niveles anteriores y es causante del o los niveles siguientes. Así por ejemplo el nivel de temperatura foliar ( $T_L$ ), causado por factores ambientales, determina el nivel de fuerza impulsora del vapor ( $\Delta q$ ) y éste a su vez determina el nivel de transpiración ( $E$ ). Ahora, gracias al desarrollo teórico conocemos todas las ecuaciones que rigen cada nivel o estado, por lo que la lógica del sistema nos permite entender cómo funcionan las distintas causas múltiples y las situaciones de retroalimentación que se dan (ver capítulo 2).

En la figura 4.5.1 se incluye un diagrama de Forrester del sistema de regulación hídrica de las plantas, que esquematiza el modelo de regulación hídrica. En él puede verse que el sistema

que incluye el SPAC consta de 13 niveles *-i.e.*,  $\Psi_p$ , RSWC,  $\Psi_L$ , E,  $\Delta q$  (diferencia de presiones parciales de vapor entre la atmósfera y la saturada a la temperatura  $T_L$ ),  $\Delta q'$  (diferencia de presiones parciales de vapor entre la capa límite y la saturada a la temperatura  $T_L$ ),  $T_L$ ,  $g_b$ ,  $g_s$ ,  $k_L$ , FTSW,  $\Psi_s$  y  $\theta$ ; y que consta de las mismas variables y parámetros ambientales y de la planta. En el esquema del sistema aparecen dos bucles de retroalimentación negativa referidos a las relaciones entre  $g_s$  y  $\Delta q'$ , uno, y a RSWC y  $\Psi_p$ , el otro. En el modelo estos bucles pueden resolverse como dos polinomios cuadráticos (ec. 4.3.7 y 4.1.25).

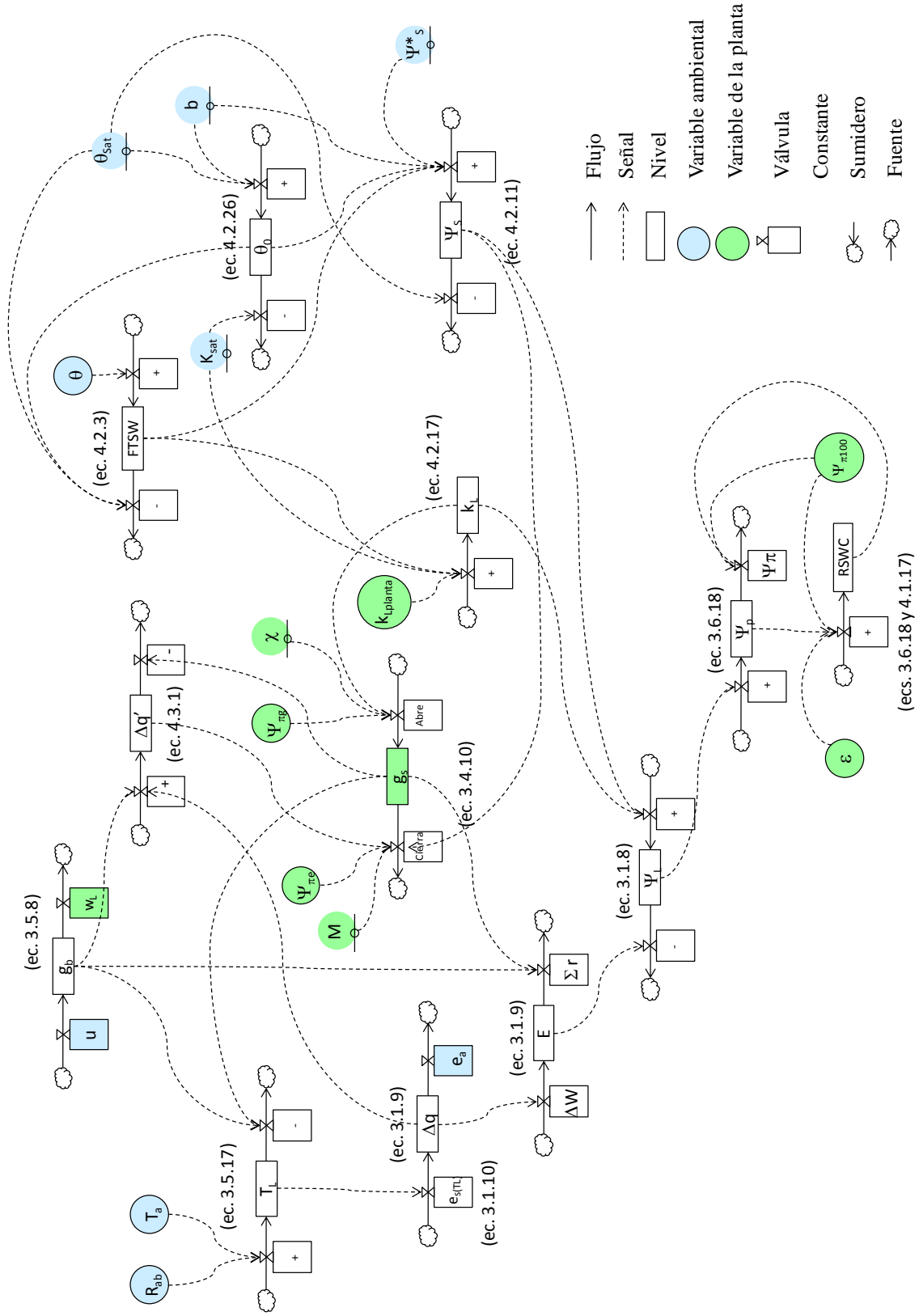


Figura 4.5.1: Diagrama del sistema de regulación hídrica de las plantas (los símbolos se explican en el texto).

## 5 Puesta a prueba del modelo de regulación de hídrica foliar: Déficit hídrico edáfico vs. hidratación y turgencia en vid

Para realizar la prueba experimental del modelo se utilizaron distintas variedades de vid, a las que se sometió a diversos niveles de déficit hídrico edáfico. La vid (*Vitis vinifera* L.) resultaba una especie interesante para estos fines, ya que es un cultivo bastante resistente al déficit hídrico –por ejemplo, puede cultivarse bajo secano en regiones como el sur de la cuenca Mediterránea, con un déficit hídrico estacional de 120 mm (Tonietto y Carbonneau, 2004). Además, la vid ha sido considerada como una especie “evitadora de la sequía” (Smart & Coombe, 1983), porque bajo los niveles de déficit hídrico frecuentes en la agricultura, sus mecanismos evitadores son suficientes para mantener la hidratación y turgencia en niveles compatibles con la producción comercial (Tardieu, 1996). En ella se han reportado diversas respuestas a déficit hídrico, como reducciones de la conductancia estomática ( $g_s$ ) e hidráulica ( $k_L$ ), del potencial osmótico ( $\Psi_\pi$ ) y de la elasticidad de los tejidos –con el consiguiente aumento del módulo de elasticidad ( $\epsilon$ )– (Peltier y Marigo, 1984; Schultz, 1996; Patakas y Noitsakis, 1999; Hessini *et al.*, 2009). La reducción de  $k_L$  si bien limita la oferta hídrica, disminuye la vulnerabilidad del xilema a cavitación (Tyree y Zimmermann, 2002), y es un medio de asegurar el suministro hídrico.

La vid es un cultivo muy antiguo y se conservan variedades de diferentes orígenes que muestran diversas respuestas al déficit hídrico (Düring & Loveys, 1982; Winkel & Rambal, 1990; Schultz, 1996; This *et al.*, 2006). Por ejemplo, Syrah es una variedad considerada anisohídrica porque mantiene mayores valores de  $g_s$ , lo que le permite mantener una mayor fotosíntesis. Por otro lado, Grenache es considerada cuasi-isohídrica porque mantiene menores valores de  $g_s$  con lo que conserva un  $\Psi_L$  constante (Schultz, 2003). Esto tiene implicancias importantes sobre el crecimiento vegetativo y la productividad porque  $g_s$  es el principal factor

limitante de la asimilación de carbono en las condiciones agrícolas (Lösch & Schulze, 1994; Davies & Gowing, 1999). Las variedades de vid, bajo déficit hídrico también han mostrado respuestas diferenciales en  $k_L$ ,  $\Psi_{\pi}$ , y  $\varepsilon$  (Düring & Loveys, 1982; Park, 2001; Lovisolo *et al.*, 2010), indicando que la evitación al déficit hídrico es un rasgo genotipo dependiente.

Se planteó como objetivo probar los aspectos sustantivos del modelo en lo referente a: i) si todas las variables ambientales y mecanismos evitadores eran necesarios para definir la turgencia y la hidratación celular; ii) si podían quedar de manifiesto las posibles coordinaciones e interacciones entre los distintos mecanismos evitadores, ya que en el funcionamiento de los sistemas es esperable la ocurrencia de fenómenos emergentes, difíciles de prever inicialmente en el modelo (Bunge, 2002); y iii) si se podían explicar las diferencias varietales de evitación al déficit hídrico.

## 5.1 Materiales y métodos

Existía el interés de probar la relación entre la FTSW y el estado hídrico a una escala estacional; y entre la conductancia hidráulica de la planta y el estado hídrico a una escala diaria, por lo que se decidió montar dos experimentos. En el primero se probaron cinco variedades de vid –Chardonnay, Cereza, Grenache, Malbec y Syrah– que se sometieron a distintos niveles de déficit hídrico y se dejaron crecer por tres meses. En el otro ensayo las mismas variedades se mantuvieron durante pocos días con y sin déficit hídrico. En ambos ensayos se midieron las variables de entrada y de salida a fin de probar el ajuste del modelo teórico.

Las variedades se eligieron por ser muy contrastantes en cuanto a su región de origen y también por tener antecedentes diversos en cuanto a su capacidad de evitar el estrés hídrico. Chardonnay es una variedad originaria de Champagne en el norte de Francia, zona que representa el límite extremo norte del cultivo de la vid, por lo que en su zona de origen no sufrió una presión de selección relativa a la resistencia a sequía. Malbec y Syrah son variedades originarias de zonas con climas templados y sin déficit hídrico estacional –Bordeaux y Val de Rhône–. Mientras que Grenache y Cereza son variedades –española e hija de españolas–, originarias de zonas cálidas y semiáridas.

### *Ensayo 1*

Para validar el modelo a escala estacional, en la primavera de 2008 se instaló un ensayo que incluyó a las cinco variedades de vid –Chardonnay (Cha), Cereza (Ce), Grenache (Gre), Malbec (Ma) y Syrah (Sy)– creciendo bajo diferentes niveles de humedad de suelo ( $\theta$ ). Para ello, plantas de dos meses de edad de estas variedades a pie franco –i.e., sobre sus propias raíces–, con tres hojas se plantaron en macetas cilíndricas de PVC blanco de 30 dm<sup>3</sup> (1 m de longitud x 20 cm de diámetro), llenas con suelo arenoso, cubierto con 5 cm de perlita para minimizar la evaporación. Las plantas se cultivaron por tres meses en un invernáculo [30±5° C de temperatura promedio a mediodía; densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) máxima de 1200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; humedad relativa 30% en promedio]. Apenas transplantadas, se midió el área foliar (LA) de cada planta. Durante los tres meses que duró el ensayo las plantas desarrollaron un único tallo con un promedio de 21 hojas en las plantas sin restricción hídrica.

La curva de retención hídrica del suelo fue determinada mediante olla y cámara de presión (con plato de 5 bar y plato de cerámica de 15 bar respectivamente; Soil Moisture, Santa Barbara, CA, USA). Los datos fueron ajustados mediante regresión curvilínea, lo que sirvió para estimar  $\Psi_s$  para cada nivel de  $\theta$ . Se impusieron seis niveles de humedad edáfica a cada variedad ( $\theta_{g/g}$ : 0,35, 0,33, 0,27, 0,21, 0,16 y 0,11). La  $\theta_{Max}$  se midió experimentalmente como la humedad edáfica en capacidad de campo. Para ello, al principio del ensayo todos los tratamientos fueron regados hasta saturación, dejándose percolar el agua libremente durante 72 h. Luego se obtuvieron muestras de suelo que se pesaron, se secaron a estufa a 110° C durante 24 h y se volvieron a pesar, obteniendo  $\theta$  por la relación de pesos. La  $\theta_0$  se calculó luego del ensayo analizando la relación entre  $\theta$  la transpiración diaria de las plantas. Con los valores de  $\theta_{Max}$ ,  $\theta_0$  y  $\theta$  de cada tratamiento, se calculó la FTSW utilizando la ec. 3.7.1. Luego del riego inicial, la transpiración de las plantas ( $E_{planta}$ ) fue registrada cada dos días, durante todo el ensayo, pesando las macetas. Cuando se alcanzó el nivel de  $\theta$  correspondiente a cada tratamiento, se regó cada dos días reponiendo el agua consumida por la transpiración durante los dos días previos. Esto aseguró que cada maceta –i.e., cada unidad experimental– se mantuviera en el nivel de  $\theta$  asignado por el tratamiento. Un mes después de que el tratamiento más seco –i.e., 0,11– alcanzó su nivel de humedad edáfica, se midieron y estimaron en todas las plantas las variables: conductancia estomática ( $g_s$ ), conductancia de la capa límite ( $g_b$ ), transpiración ( $E$ ), conductancia hidráulica específica suelo-hoja ( $k_L$ ), conductancia hidráulica específica de la planta ( $k_{Lplanta}$ ), fotosíntesis neta ( $A$ ), área foliar ( $LA$ ), PPF, presión de vapor del aire ( $e_a$ ), presión atmosférica ( $P_a$ ), temperatura del aire ( $T_a$ ), velocidad del viento ( $u$ ), temperatura de la hoja ( $T_L$ ), presión de vapor saturado a la temperatura de la hoja ( $e_{s(T_L)}$ ), potenciales hídricos foliares de preamanecer ( $\Psi_{PD}$ ) y mediodía ( $\Psi_L$ ), contenido relativo de agua (RWC), y variables de la curva de presión-volumen –potencial osmótico a turgencia máxima ( $\Psi_{\Pi 100}$ ), contenido relativo de agua apoplástica ( $W_0$ ), módulo global de elasticidad ( $\epsilon$ ), turgencia ( $\Psi_p$ ), y contenido relativo de agua simplástica (RSWC). Una vez realizadas estas mediciones, las plantas se extrajeron de las macetas y en ellas se midió  $LA$ , longitud de los tallos principales y secundarios, cantidad de hojas y fitómeros, peso seco de hojas tallos y raíces, profundidad de las raíces, peso y cantidad de raíces cada 10 cm de profundidad de suelo, y densidad radical. Las variables  $E$  (instantánea), PPF,  $g_s$ ,  $e_a$ ,  $P_a$ ,  $T_a$  y  $T_L$  se midieron a



mediodía, en dos días distintos de cielo despejado, sobre hojas adultas completamente expandidas con un analizador de gases infrarrojo de circuito abierto (IRGA; CIRAS 2, PP Systems, MA, USA), la velocidad del aire ( $u$ ) en la cuveta se equiparó a la  $u$  ambiente ( $1 \text{ m s}^{-1}$ ). En este aparato, la velocidad del aire ( $u$ ) se calibró a  $1 \text{ m s}^{-1}$ , para equiparar a la velocidad del aire dentro del invernáculo. La  $T_L$  además se estimó mediante la función de balance energético (3.5.17; Campbell y Norman, 1998), a fin de comparar los valores medidos y simulados. Para este cálculo la temperatura del aire ( $T_a$ ) se midió con un sensor electrónico (U23 Pro v2, HOBO®, MA., USA) bajo abrigo meteorológico, dentro del invernáculo, la radiación absorbida ( $R_{\text{abs}}$ ) se calculó a partir de los valores medidos de PPFDF usando la ecuación propuesta por Campbell y Norman (1998). La  $g_b$  se estimó a partir del ancho promedio de la hoja ( $w_L$ ) y la  $u$ , mediante la función propuesta por Campbell y Norman (1998; ec. 3.5.8). La  $u$  se midió con un microanemómetro (TFA®, Germany). Los  $\Psi_{PD}$  y  $\Psi_L$  se midieron cada uno en una hoja completamente expandida con una cámara de presión (Schölander *et al.*, 1965; P4, Biocontrol, Buenos Aires, Argentina), los mismos días en que se realizaron las mediciones de intercambio gaseoso. Previo a cortar las hojas para medirlas, se embolsaron en polietileno para saturar de humedad su atmósfera circundante. Para estimar el RWC, se cortaron a mediodía hojas, previamente embolsadas en polietileno, se pesaron inmediatamente, se hidrataron durante una noche en agua destilada para alcanzar la turgencia máxima y se pesaron nuevamente el día siguiente. Luego, las hojas fueron secadas a estufa a  $80^\circ \text{ C}$  y se volvieron a pesar. La RWC se calculó mediante la ec. 3.6.4. Las variables de la curva de presión-volumen se estimaron siguiendo la metodología propuesta por Patakas y Noitsakis (1999). Las hojas fueron cortadas a mediodía (14.00 h, de acuerdo a la hora oficial de la localidad) y mantenidas en oscuridad por 18 horas con los peciolos en agua destilada para hidratarse hasta turgencia máxima. La curva de presión-volumen se construyó pesando y midiendo su  $\Psi$ , mediante cámara de presión, periódicamente durante un ciclo de desecación hasta alcanzar alrededor de  $-3 \text{ MPa}$ . Luego los datos de  $\Psi^{-1}$  se graficaron vs.  $1-\text{RWC}$ . En los casos en que apareció un efecto meseta, debido a una excesiva rehidratación apoplástica (generalmente a  $\Psi > -0,5 \text{ MPa}$ ), se realizó la corrección propuesta por Abrams y Menges (1992). Para ello se graficó RWC vs.  $\Psi$ . Luego se trazó la recta de regresión de los puntos comprendidos entre  $-0,5 \text{ MPa}$  y el punto de marchitez. Cuando el  $R^2$  era mayor a 0,9 –cosa que ocurría si la curva estaba bien construida de acuerdo a lo indicado en el punto 3.6.2 del

capítulo 3– la recta se extrapolaba al origen determinándose el verdadero RWC a plena hidratación ( $\Psi = 0$ ). El  $\Psi_{\Pi 100}$  se estimó como el intercepto de la curva de regresión de la porción lineal de la curva  $\Psi$  vs.  $1 - \text{RWC}$ , correspondiente al sector de  $\Psi_p = 0$  (según se explica en el punto 3.6.2 del capítulo 3). El  $W_0$  se estimó como el intercepto con la abscisa de la misma línea de regresión. El RSWC fue calculado por las ec. 3.6.5 y 3.6.6 a partir de las variables peso fresco (FW), peso a turgencia máxima (TW), peso seco (DW) y contenido relativo de agua apoplástica ( $W_0$ ), éste último estimado con la curva de presión-volumen. Además RSWC fue simulado por el modelo desarrollado en la tesis (ec. 4.1.25), a fin de comparar ambos valores. Los  $\Psi_p$  se estimaron como la inversa de la diferencia entre los  $\Psi^{-1}$  medidos y los  $\Psi_{\pi}^{-1}$  estimados por esa recta de regresión por encima del punto de marchitez. El  $\Psi_p$  de mediodía (i.e., 14.00 h local) fue calculado deduciendo el  $\Psi_{\pi}$  –correspondiente al RWC de mediodía– de  $\Psi_L$ ; y se usó como una aproximación de la menor turgencia diaria. El  $\Psi_p$  de mediodía también fue simulado por el modelo desarrollado en la tesis (ec. 4.1.26), a fin de comparar ambos valores. El  $\varepsilon$  se estimó como la pendiente de la regresión lineal entre  $\Psi_p$  y la diferencia entre la RSWC y la RSWC a turgencia 0 ( $\Delta \text{RSWC}$ ). La  $k_L$  fue calculada por las mediciones de mediodía de E (instantánea) y  $\Psi_L$  y estimaciones de  $\Psi_S$  usando la ec. 3.1.6. La  $k_{L\text{planta}}$  se estimó usando como fuerza impulsora del agua en la ec. 3.1.6, la diferencia  $\Psi_{PD} - \Psi_L$ , en lugar de  $\Psi_S - \Psi_L$  (Schultz 2003). Para todas las mediciones destructivas (i.e.,  $\Psi_L$ ,  $\Psi_{PD}$ , RWC y curva P-V) fueron extraídas un total de 4 hojas por planta. El área foliar por planta (LA) se calculó mediante modelos de regresión, usando el producto de ancho de la hoja ( $w_L$ ) por la longitud foliar ( $L_L$ ). Los modelos de regresión se generaron midiendo  $w_L$ ,  $L_L$  y LA –esta última variable mediante un “scanner” de escritorio y el programa informático Leaf Area Measurment v1.3 (The University of Sheffield, A.P. Askew, 2003)– en otro lote de plantas. Los modelos de regresión usados fueron  $LA_{Cha} = 2,23 + 0,63 \cdot (L_L \cdot w_L)$ ;  $LA_{Ce} = 3,42 + 0,62 \cdot (L_L \cdot w_L)$ ;  $LA_{Gre} = 1,91 + 0,62 \cdot (L_L \cdot w_L)$ ;  $LA_{Ma} = 2,98 + 0,66 \cdot (L_L \cdot w_L)$ ;  $LA_{Sy} = 2,76 + 0,62 \cdot (L_L \cdot w_L)$ ;  $R^2 > 0,98$ ;  $p < 0,0000$ ; donde los subíndices Cha, Ce, Gre, Ma y Sy denotan las variedades Chardonnay, Cereza, Grenache, Malbec y Syrah, respectivamente.

El experimento fue establecido con un diseño de parcelas aleatorizadas, con arreglo factorial (5 variedades de vid x 6 niveles de humedad edáfica), y con dos repeticiones. Si bien el número de repeticiones parecía un poco reducido, el número de casos –i.e., 12 para cada

variedad– resultaba muy adecuado para establecer patrones de respuesta de las distintas variables fisiológicas a FTSW, específicos para cada variedad. Además, un mayor número de repeticiones hubiera implicado sacrificar un mayor control del experimento.

### *Ensayo 2*

Para evaluar la marcha diaria de las conductancias  $g_s$  y  $k_L$ , y la relación entre ambas variables, con y sin déficit hídrico, se instaló un ensayo en macetas en la primavera de 2008. Se plantaron las mismas cinco variedades del ensayo 1 –Cereza, Chardonnay, Grenache, Malbec y Syrah– en macetas de 60 L con el mismo sustrato del ensayo 1. Las plantas se mantuvieron creciendo sin restricciones hídricas durante una temporada, en el mismo invernáculo del ensayo 1, conducidas con 6 brotes cada una y sin restricciones hídricas –se regaban hasta saturación, dos veces por semana–; en invierno se podaron y en la primavera siguiente –2009– se condujeron con 4 brotes y se dejaron crecer durante un mes sin restricciones hídricas. Luego, en cada variedad se provocaron dos tratamientos distintos de humedad edáfica, uno considerado como de restricción leve con  $\theta$  de 0,26 y otro de restricción severa con  $\theta$  de 0,16. Las determinaciones de gasto de agua diario y los criterios de reposición del agua fueron iguales a los del ensayo 1, *i.e.*, al principio, ambos tratamientos fueron regados hasta saturación, la transpiración de las plantas fue registrada cada dos días pesando las macetas, cuando se alcanzó el nivel de  $\theta$  correspondiente a cada tratamiento, se regó cada dos días reponiendo el agua consumida por la transpiración durante los dos días previos. Luego de impuestos los tratamientos, las plantas se dejaron crecer durante dos meses y al final de este período se realizaron mediciones de  $g_s$ ,  $k_L$  y  $\Psi_L$  a lo largo del día desde las 4.00 h hasta las 16.00 h, con intervalos aproximados de 1 h, en 2 días distintos de una misma semana. Para esto se eligieron días completamente soleados. Para medir las variables  $g_s$ ,  $k_L$  y  $\Psi_L$ , se recurrió a los mismos métodos que en el ensayo 1. Para la medición de  $\Psi_L$  se utilizó una hoja por planta en cada momento. De cada planta se extrajeron en total unas 9 hojas, lo que representó una proporción aproximada de un 10 % del total de hojas de la planta. El ensayo tuvo un diseño de parcelas al azar con tres repeticiones y arreglo factorial (5 variedades x 2 niveles de  $\theta$ ).

Los datos experimentales, en ambos ensayos, se analizaron por análisis de la varianza, prueba de separación de medias por Tukey ( $p \leq 0,05$ ) y por regresión múltiple lineal por el método

“paso a paso hacia adelante” mediante el programa estadístico Statgraphics Plus para Windows v 4.0 (© by Statistical Graphics Corp.), previa verificación de los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Las regresiones curvilíneas entre las variables se resolvieron mediante el programa estadístico LAB Fit (Silva y Silva, 1999-2009). Las simulaciones se realizaron en el programa de planilla de cálculo Microsoft Office Excel 2007 (Microsoft ©).

## 5.2 Resultados

### 5.2.1 Efectos observados del déficit hídrico sobre el estado hídrico de las plantas:

La curva de capacidad hídrica del suelo respondió a la función  $\ln(\theta/\theta_{sat}) = -1,4804 - 0,2734 \cdot \ln(-\Psi_S)$  (5.1.1);  $-R^2 = 0,98$ ;  $p < 0,0000$ , lo que puede expresarse como  $\Psi_S = \Psi_S^* \cdot (\theta/\theta_{sat})^{-b}$  (Clapp y Hornberger, 1978), donde los parámetros resultaron  $\Psi_S^* = -0,00445$  MPa,  $-b = 3,6576$ , y  $\theta_{sat} = 0,36$ , correspondientes a un suelo arenoso (figura 5.2.1). La  $\theta_{Max}$  en capacidad de campo fue de 0,35. A partir de todas las observaciones experimentales en el ensayo 1, consideradas en conjunto, se construyó un modelo regresión entre  $E$  y  $\theta$  ( $E = -122,27 \cdot \theta^2 + 82,468 \cdot \theta - 6,1489$ ;  $R^2 = 0,72$ ;  $p < 0,0000$ ). Luego, derivando esta ecuación cuadrática, se obtuvo  $E_{Max}$  y se calculó  $\theta_0$ , como la  $\theta$  cuando  $E = 0,1 \cdot E_{Max}$ . La  $\theta_0$  resultó con un valor de 0,11. Con los valores de  $\theta$  de cada tratamiento –más los de  $\theta_{Max}$  y  $\theta_0$ – se determinaron las FTSW (ec. 3.7.1); y con la curva de capacidad hídrica del suelo (ec. 5.1.1) los  $\Psi_S$  a qué correspondían (tabla 5.2.1). En la determinación de FTSW se adhirió al criterio de considerar  $\theta_0$  como el que permite que  $E$  sea de una décima parte de  $E_{Max}$  (Sinclair, 2005), sin embargo debe tenerse en cuenta que en el suelo arenoso que se utilizó la  $\theta$  cuando  $E = 0$  fue de 0,08, correspondiente a un  $\Psi_S$  de -1,985 MPa.

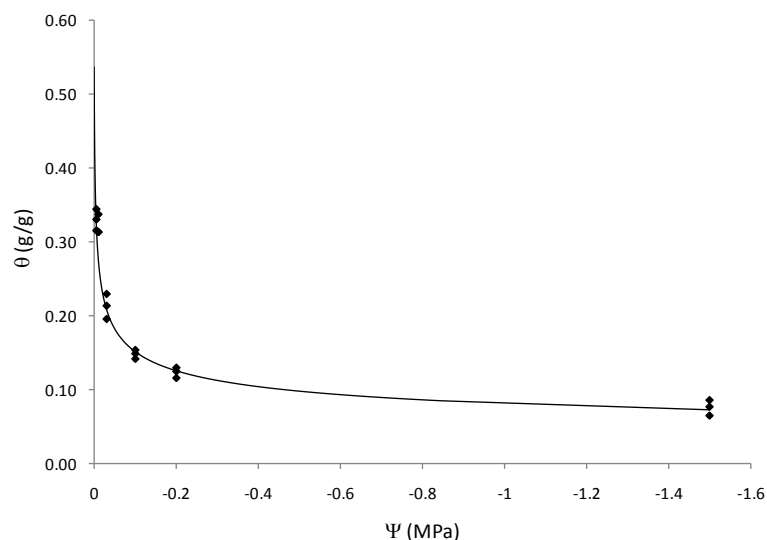


Figura 5.2.1: Curva de capacidad hídrica del suelo utilizado en los ensayos ( $\theta$ : humedad edáfica;  $\Psi_S$ : potencial agua del suelo).

Tabla 5.2.1: Niveles de humedad edáfica ( $\theta$ ) probados en el ensayo y sus correspondientes fracciones edáficas de agua transpirable (FTSW) y potencial hídrico edáfico ( $\Psi_s$ ).

$\theta$ (g/g)	FTSW	$\Psi_s$ (MPa)
0,35	1,00	-0,005
0,33	0,92	-0,006
0,27	0,67	-0,012
0,21	0,42	-0,030
0,16	0,21	-0,082
0,11	0,00	-0,323

En el ensayo 2 se determinó que las FTSW correspondieron a 0,6, para el tratamiento de  $\theta$  0,26; y a 0,2, para el tratamiento de  $\theta$  0,16.

En el ensayo 1, la reducción estacional de FTSW provocó una disminución de  $\Psi_p$ , RSWC y E en todas las variedades (tabla 5.2.2). La reducción en los valores de estas variables se asoció a una reducción de  $g_s$  y  $k_L$ , y a un incremento de  $T_L$ . La  $\Psi_p$  y el RSWC disminuyeron 62% y 13% respectivamente cuando FTSW cayó de 1 a 0. El déficit hídrico edáfico no afectó al  $\Psi_{II100}$  ni a la elasticidad en el largo plazo. No obstante, se observaron diferencias entre variedades en  $\Psi_{II100}$  y en  $\varepsilon$ , sin tener en cuenta la humedad del suelo. Chardonnay, Cereza y Grenache tuvieron un  $\Psi_{II100}$  20% inferior a Malbec. Por otro lado, Malbec fue la variedad más elástica –su  $\varepsilon$  fue un 71% inferior a los de las variedades Chardonnay, Cereza y Grenache, y 8% inferior al de Syrah. Sumado a estas diferencias en  $\Psi_{II100}$  y  $\varepsilon$ , hubieron diferencias marcadas entre variedades en  $k_L$ , y  $g_s$ , las otras dos variables asociadas a la evitación del estrés. Syrah tuvo una menor  $k_L$  que otras variedades (-46%); Grenache tuvo una menor  $g_s$  que Chardonnay y Malbec. También se observaron diferencias entre variedades en  $\Psi_p$  y E. Chardonnay mostró un mayor  $\Psi_p$  que Syrah y Malbec (+40%); y Chardonnay, Malbec y Cereza mostraron una mayor E que Syrah (+21%). La respuesta de RSWC al déficit hídrico fue distinta entre variedades. Grenache y Cereza mantuvieron más altos RSWC. Sus RSWC cayeron 8% cuando FTSW disminuyó de 1 a 0, mientras que el RSWC de Syrah cayó agudamente (-15%); Chardonnay y Malbec tuvieron un comportamiento intermedio –i.e., mantuvieron un RSWC estable entre 1 y 0,42, y luego cayeron como Syrah. La respuesta del  $\Psi_{PD}$  al déficit hídrico también fue distinta entre variedades en los suelos más secos. Grenache tuvo un  $\Psi_{PD}$  inferior que Chardonnay a FTSW 0,21, y que Malbec a FTSW 0.

Tabla 5.2.2: Relaciones hídricas de cinco variedades de vid luego de cultivadas durante tres meses en seis niveles de fracción de agua edáfica transpirable (FTSW; letras iguales indican que no existieron diferencias en la prueba de Tukey;  $p \leq 0,05$ ).

*	$\Psi_{PD}$	$\Psi_L$	$\Psi_{\Pi 100}$	$\Psi_p$	$\varepsilon$	RSWC	$k_L$	$g_s$	$T_L$	E
FTSW										
1,00	-0,24 a	-0,73 a	-1,37	0,78 a	4,82	0,89 a	10,95 a	354 a	30,5 c	7,8 a
0,92	-0,27 ab	-0,72 a	-1,34	0,73 a	5,03	0,88 a	10,42 a	295 ab	31,2 bc	7,3 a
0,67	-0,30 ab	-0,82 a	-1,40	0,74 a	5,78	0,88 a	9,79 ab	326 ab	31,0 c	7,3 a
0,42	-0,33 b	-0,84 a	-1,36	0,62 ab	4,91	0,87 a	8,41 b	231 b	32,1 b	6,3 a
0,21	-0,52 c	-1,25 b	-1,41	0,48 bc	5,67	0,78 b	2,42 c	83 c	34,1 a	2,6 b
0,00	-0,66 d	-1,43 c	-1,40	0,30 c	4,98	0,77 b	1,98 c	48 c	34,5 a	2,0 b
<i>Valor de p</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,442</i>	<i>0,000</i>	<i>0,540</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>
Variedad										
Chardonnay	-0,34 ab	-0,89 a	-1,42 a	0,73 a	5,90 b	0,85 ab	8,90 a	334 a	29,1 c	6,4 a
Syrah	-0,43 c	-1,14 b	-1,47 a	0,53 b	5,23 b	0,78 c	4,49 c	173 bc	30,8 b	4,1 c
Malbec	-0,32 a	-0,92 a	-1,19 b	0,50 b	3,69 a	0,82 bc	8,17 ab	207 bc	33,8 a	6,0 ab
Cereza	-0,42 bc	-0,97 a	-1,44 a	0,64 ab	5,28 b	0,88 a	8,37 a	253 ab	33,3 a	6,5 a
Grenache	-0,43 c	-0,90 a	-1,38 a	0,64 ab	5,90 b	0,89 a	6,73 b	148 c	34,0 a	4,7 bc
<i>Valor de p</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,002</i>	<i>0,050</i>	<i>0,001</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>
FTSW x Var.	<i>0,007</i>	<i>0,085</i>	<i>0,100</i>	<i>0,185</i>	<i>0,360</i>	<i>0,030</i>	<i>0,101</i>	<i>0,845</i>	<i>0,024</i>	<i>0,134</i>
<i>Valor de p</i>										

\*  $\Psi_{PD}$ : potencial hídrico foliar en el preamanecer {MPa};  $\Psi_L$ : potencial hídrico foliar {MPa};  $\Psi_{\Pi 100}$ : potencial osmótico a turgencia máxima {MPa};  $\Psi_p$ : potencial de turgencia {MPa};  $\varepsilon$ : módulo global de elasticidad {MPa}; RSWC: contenido relativo de agua simplástica;  $k_L$ : conductancia hidráulica específica suelo-hoja {mmol  $m^{-2} s^{-1} MPa^{-1}$ };  $g_s$ : conductancia estomática {mmol  $m^{-2} s^{-1}$ };  $T_L$ : temperatura de la hoja {C}; E: transpiración foliar {mmol  $m^{-2} s^{-1}$ }. Los valores de  $\Psi_L$ ,  $\Psi_p$ , RSWC,  $g_s$ ,  $T_L$ , y E fueron medidos en el mediodía solar. Los valores de las variables para cada FTSW corresponden a las medias de las cinco variedades. Los valores de las variables para cada variedad corresponden a las medias de todos los niveles de FTSW.

Se observaron relaciones no lineales entre  $k_L$  y FTSW, y entre  $g_s$  y FTSW, con el “típico” patrón sigmoideal descendente a medida que el suelo era más seco, tal cual preveía el modelo (tabla 5.1.3). Los datos observados de  $k_L$  y  $g_s$  se ajustaron a una función logística  $[a/(1 + b \cdot \exp(-c \cdot FTSW))] + d$ , con una alta determinación ( $R^2 > 0,83$ ; tabla 5.2.3). Esto sugiere que existieron distintos estadios a medida que el suelo estaba más seco. Es decir, un primer estadio cuando  $\theta$  estaba más cercana a capacidad de campo, con efecto mínimo de la FTSW sobre  $k_L$  y  $g_s$ ; luego un segundo estadio de  $k_L$  y  $g_s$  decreciendo aproximadamente en forma lineal a medida que el suelo estaba más seco; y un tercer estadio en que ya no existía

efecto de la FTSW sobre  $k_L$  y  $g_s$ , coincidente con el momento en que estas variables habían alcanzado su valor más bajo.

Tabla 5.2.3: Ajustes de regresión de la conductancia estomática ( $g_s$ ) y de la conductancia hidráulica ( $k_L$ ) vs. la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW), en variedades de vid.

Variedad	$k_L$ vs. FTSW	$R^2$
Chardonnay	$[12,68/(1 + 2,897 \cdot \exp(-7,717 \cdot FTSW))] - 1,196$	0,88
Syrah	$[31/(1 + 10,89 \cdot \exp(-1,592 \cdot FTSW))] + 1,422$	0,86
Malbec	$[11,12/(1 + 62,01 \cdot \exp(-13,88 \cdot FTSW))] + 0,5119$	0,93
Cereza	$[10,92/(1 + 1519 \cdot \exp(-24,46 \cdot FTSW))] + 0,8451$	0,88
Grenache	$[10,29/(1 + 59,43 \cdot \exp(-10,94 \cdot FTSW))] + 0,2836$	0,99

	$g_s$ vs. FTSW	
Chardonnay	$[590,2/(1 + 1,639 \cdot \exp(-5,204 \cdot FTSW))] - 135,5$	0,82
Syrah	$[269500/(1 + 6015 \cdot \exp(-1,925 \cdot FTSW))] + 1,945$	0,88
Malbec	$[291/(1 + 103,7 \cdot \exp(-14,82 \cdot FTSW))] + 12,35$	0,87
Cereza	$[353,2/(1 + 1031 \cdot \exp(-21,41 \cdot FTSW))] + 18,56$	0,83
Grenache	$[230,8/(1 + 611,4 \cdot \exp(-15,4 \cdot FTSW))] + 12,12$	0,97

Cuando se graficaron las  $k_L$  y  $g_s$ , vs. FTSW, estimadas por las regresiones de la tabla 5.1.3, aparecieron diferencias significativas en el comportamiento mostrado por las distintas variedades (figura 5.2.2, A y B). Por ejemplo, Chardonnay mantuvo mayores  $k_L$  y  $g_s$ , mientras el suelo estaba más seco, en comparación con Syrah.

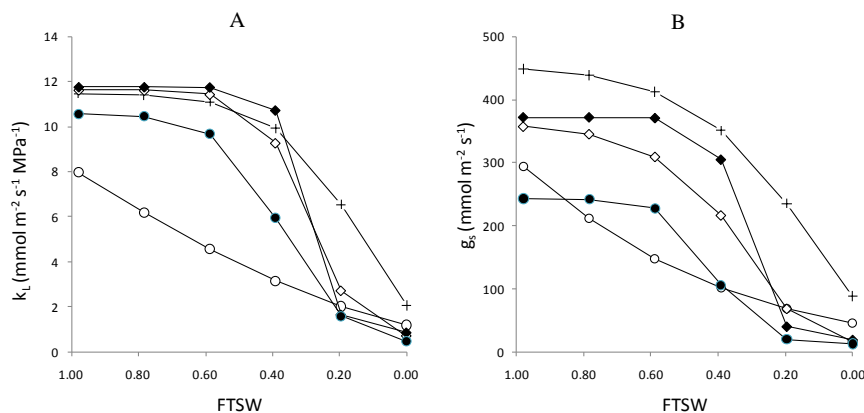


Figura 5.2.2: Variación de  $k_L$  (A) y  $g_s$  (B) a medida que el suelo se seca y cae la FTSW, en las variedades de vid Grenache (●), Cereza (◆), Chardonnay (+), Malbec (◇) y Syrah (○).



Además, Grenache, Cereza y Malbec mostraron un comportamiento sigmoidal más “típico” –*i.e.*, con meseta superior, pendiente y meseta inferior– tanto en  $k_L$  como en  $g_s$  vs. FTSW. Chardonnay en cambio, que había tenido  $g_s$  y  $k_L$  iniciales en general más altos, no tuvo meseta inferior. Por otro lado, Syrah, que había tenido  $g_s$  y  $k_L$  iniciales en general más bajos, mostró curvas distintas a las otras variedades, ya que carecieron de meseta superior, *i.e.*, sus conductancias  $g_s$  y  $k_L$  cayeron inmediatamente cuando el suelo comenzó a secarse.

La semejanza observada entre las curvas de  $k_L$  y  $g_s$ , dentro en cada variedad, denotó algo que el modelo ya preveía. Esto es, que debía existir una alta correlación entre  $g_s$  y  $k_L$  (ver puntos 4.3. y 4.4 en el capítulo 4. Esta alta correlación se observó, en cada variedad por separado, y en todas las variedades en conjunto ( $R^2 > 0,89$ ; figura 5.2.3). Las pendientes de la relación  $g_s = a + b \cdot k_L$  (*i.e.*,  $B_{gs}$  según se definió en el punto 4.4 del capítulo 4) no fueron iguales en todas las variedades ( $p < 0,99$ ), siendo Grenache la que mostró la menor  $B_{gs}$  (23,55) y Syrah la mayor (43,8). Chardonnay, Cereza, y Malbec, resultaron intermedias (37,73; 33,29; y 27,52, respectivamente).

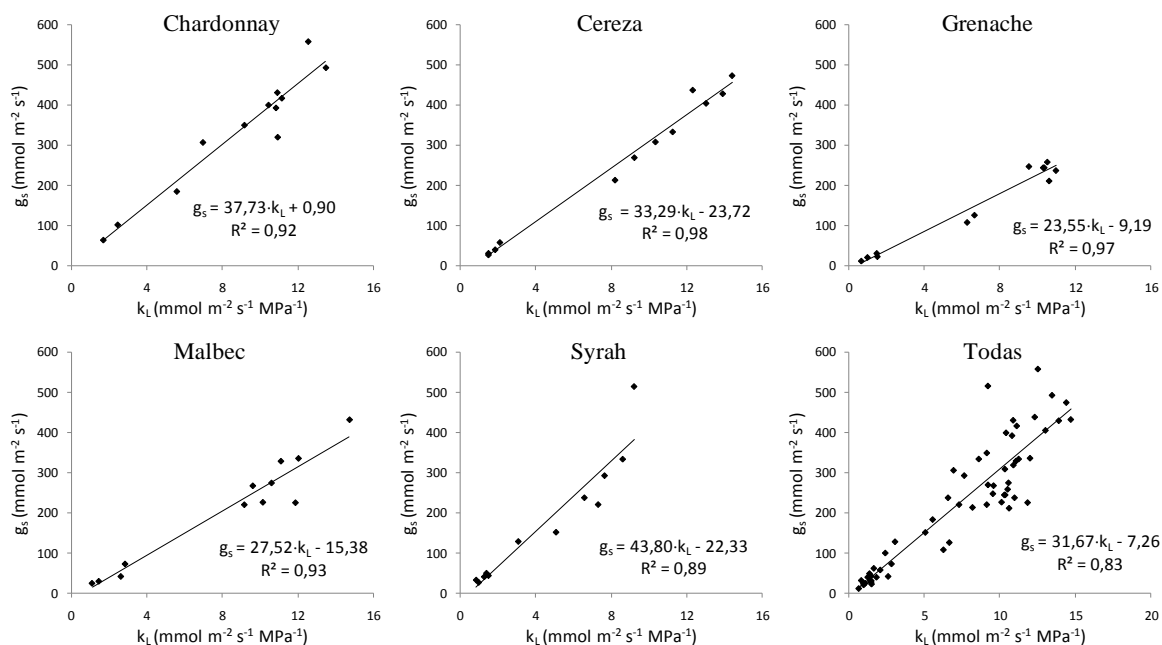


Figura 5.2.3: Relación entre las conductancias estomática ( $g_s$ ) e hidráulica suelo-hoja ( $k_L$ ) a mediodía, en cinco variedades de vid creciendo bajo fracciones de agua edáfica transpirable (FTSW) entre 1 y 0.

En el ensayo 2, se observó que  $g_s$  y  $k_L$  también estuvieron correlacionadas a lo largo del día ( $R^2 > 0,81$ ; figura 5.2.5). Pero, en este caso, cuanto mayor fue  $k_L$ , el grado de dispersión de  $g_s$

aumentó; por lo que la relación entre ambas variables se ajustó a un modelo logarítmico. También en este ensayo, se observó que las evoluciones de  $g_s$  y  $k_L$  a lo largo del día, fueron notoriamente paralelas y tuvieron una “típica” forma campanular (ver figuras 3.3.3 y 3.4.3 en el capítulo 3), produciéndose las  $g_s$  y  $k_L$  máximas más temprano en la mañana, cuanto mayor fue el déficit hídrico (figura 5.2.4). Por ejemplo, con déficit hídrico leve (FTSW 0,6) los picos de  $g_s$  y  $k_L$  se produjeron en Syrah a las 12.30 h y en Grenache a las 10.30 h; mientras que con déficit muy severo (FTSW 0,2), los picos fueron a las 8.00 h en ambas variedades. Los momentos de  $g_s$  y  $k_L$  máximos no coincidieron con los de  $\Psi_L$  mínimos en ninguna variedad, ni déficit hídrico. Esto confirma algo que el modelo preveía, y es que el nivel de estrés hídrico tiene que ver más con la relación  $g_s:k_L$  que con el valor que pueda tomar cada uno individualmente. Bajo déficit hídrico leve los  $\Psi_L$  mínimos, se produjeron entre las 14.00 y las 15.00 h; y bajo déficit muy severo entre las 10.00 y las 11.00 h, en ambas variedades.

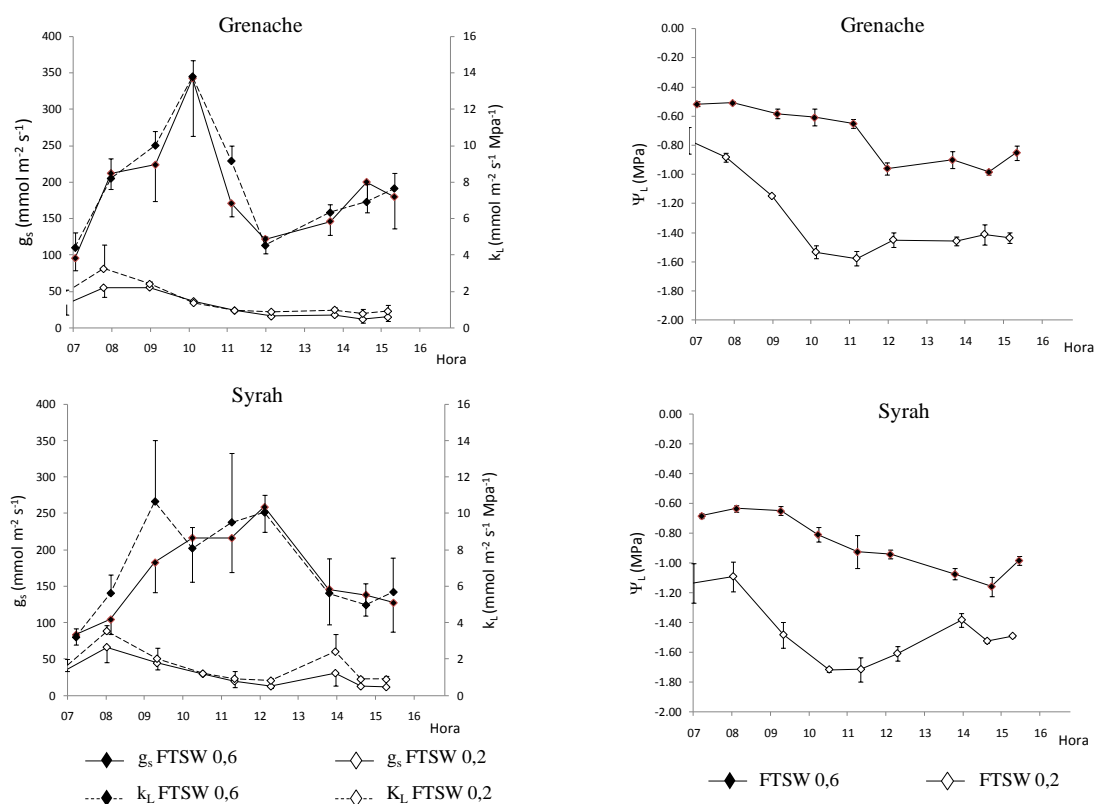


Figura 5.2.4: Evolución diaria de las conductancias estomática ( $g_s$ ), e hidráulica suelo-hoja ( $k_L$ ); y del potencial hídrico foliar ( $\Psi_L$ ), en la variedad “más evitadora”, Grenache, y “menos evitadora”, Syrah, creciendo a dos niveles de fracción de agua edáfica transpirable (FTSW) 0,6 y 0,2 (las barras indican el error estándar).

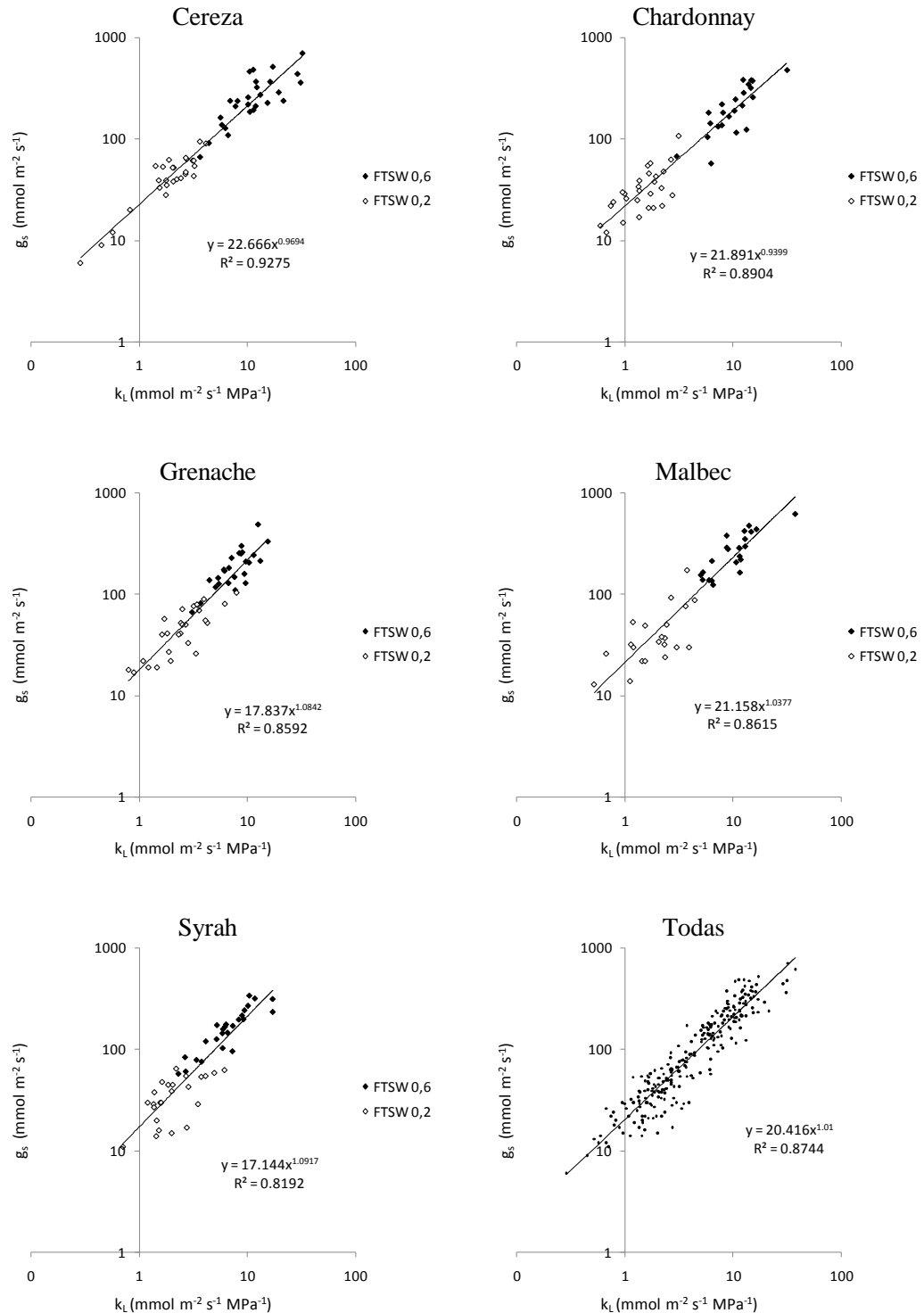


Figura 5.2.5: Relación entre las conductancias estomática ( $g_s$ ) e hidráulica suelo-hoja ( $k_L$ ), en cinco variedades de vid creciendo bajo fracciones de agua edáfica transpirable (FTSW) de 0,6 y 0,2. Los valores corresponden a mediciones realizadas durante dos días de verano a intervalos de dos horas, entre el amanecer y el atardecer.

Los resultados observados en los ensayos 1 y 2 referidos a la relación lineal entre  $g_s$  y  $k_L$ , y la dependencia funcional entre esas variables y la FTSW, mostrando un patrón sigmoide, constituyen una prueba fáctica de las hipótesis H 2 y H 3 que decían que:

**H 2:** “La conductancia hidráulica suelo-planta ( $k_L$ ; que comprende las conductancias individuales del suelo y de la planta), depende de la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW), de modo que a medida que baja FTSW,  $k_L$  decae con un patrón sigmoide típico.”

**H 3:** “Debido a que la conductancia estomática ( $g_s$ ) depende en parte de la conductancia hidráulica del sistema suelo-planta ( $k_L$ ), también depende en parte de la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW), de modo que a medida que baja FTSW,  $g_s$  también decae con un patrón sigmoide típico.”

En el ensayo 1, al medir las curvas de presión-volumen, se comprobó que  $\Psi_{\Pi 100}$  y  $\varepsilon$  no respondieron a FTSW, ni a ninguna otra variable ambiental. Pero, ambas variables sí estuvieron asociadas entre sí ( $\varepsilon = -7.72 - 5.45 \cdot \Psi_{\Pi 100}$ ;  $R^2$  0,72; figura 5.2.6). Esto significa que cuanto mayor ajuste osmótico se encontró en una variedad, más rígidos fueron sus tejidos. En este caso, no existieron diferencias entre las pendientes de estas relaciones entre las distintas variedades ( $p = 0,0699$ ).

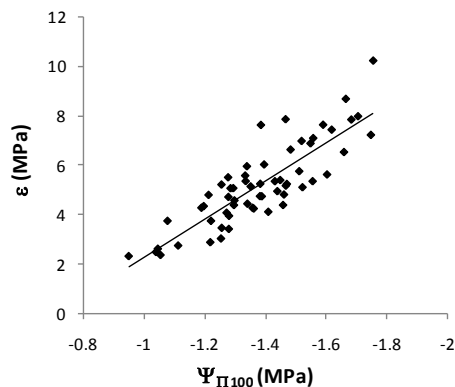


Figura 5.2.6: Relaciones entre elasticidad de los tejidos ( $\varepsilon$ ) y potencial osmótico a turgencia máxima ( $\Psi_{\Pi 100}$ ) en distintas variedades de vid.

Además  $k_L$  –i.e., calculada por la diferencia entre  $\Psi_{PD}$  y  $\Psi_L$ – dependió de  $k_{LPlanta}$  –i.e., calculada por la diferencia entre  $\Psi_S$  y  $\Psi_L$  (ec. 5.2.1; figura 5.2.7), cosa que también preveía el modelo.

$$k_L = 0,61 * k_{LPlanta} \quad (R^2 0.97; 5.2.1)$$

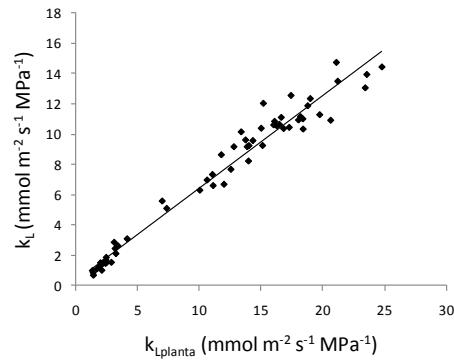


Figura 5.2.7: Relaciones entre conductancia hidráulica suelo-hoja ( $k_L$ ) y conductancia hidráulica de la planta ( $k_{LPlanta}$ ) en distintas variedades de vid.

Por otro lado, se encontró que  $\Psi_{PD}$  dependió de  $\Psi_S$  y de  $\Psi_{\Pi 100}$  (ec. 5.2.2), lo que sugiere que en el preamanecer  $\Psi_{PD}$  puede haber estado influenciado, no sólo por la humedad del suelo —representada por  $\Psi_{PD}$ —, sino además por  $\Psi_{\Pi 100}$ . Esto podría ser indicativo de la existencia de presión radical en el preamanecer, antes de que la transpiración comience (Donovan *et al.*, 1999). De hecho cuando terminó el ensayo y se cortaron los tallos, temprano por la mañana, para pesarlos y medirlos, las raíces de todos los tratamientos, salvo los de los tratamientos más estresados, resumaron savia por su xilema.

$$\Psi_{PD} = 3,323 \cdot \Psi_S + 0,1771 \cdot \Psi_{\Pi 100} + 63,01 \cdot \Psi_S^4 \quad (R^2 0.75; 5.2.2)$$

Con respecto al RSWC y el  $\Psi_p$ , ambos decrecieron con un patrón sigmoideal a medida que el suelo estaba más seco y disminuyó FTSW, algo que el modelo también predecía (figura 5.2.8). Aunque vale aclarar que el decaimiento de RSWC *vs.* FTSW fue muy suave. Tomando todas las variedades en conjunto se observó que el patrón de respuesta a la disminución de FTSW sigmoideal tuvo una meseta inicial menos prolongada que se observó en la mayoría de los casos en las variables  $g_s$  y  $k_L$ . Por otro lado, se observó que la disminución de agua simplástica fue menos aguda que el  $\Psi_p$ . Así, cuando FTSW disminuyó de 1 a 0 —*i.e.*, 100%—, RSWC disminuyó un 13%, y  $\Psi_p$  un 58%.

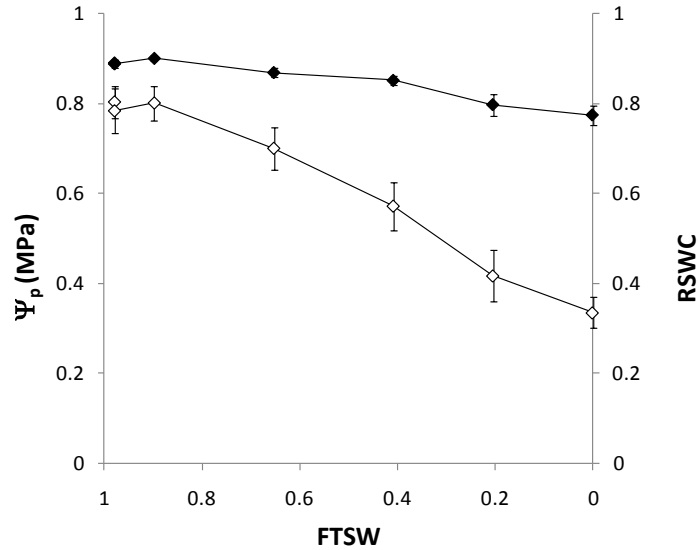


Figura 5.2.8: Disminución del contenido relativo de agua simplástica (RSWC; ♦) y de la turgencia ( $\Psi_p$ ; ◇) a medida que el suelo se seca y disminuye su fracción de agua edáfica transpirable (FTSW), en cinco variedades de vid tomadas en conjunto (las barras indican es error estándar).

Tomando variedad por variedad, tanto RSWC, como  $\Psi_p$  pudieron ajustarse por regresión en función de FTSW, mediante la función logística –de forma  $a/(1 + b \cdot \exp(c \cdot FTSW))$ –, con niveles de confianza mayores al 70% (tabla 5.2.4; figuras 5.2.9 A y B). Graficando estas funciones resultó que tres variedades –Chardonnay, Grenache y Cereza– mantuvieron mayores RSWC y  $\Psi_p$  a medida que el suelo era más seco, que las otras dos variedades –Malbec y Syrah.

Tabla 5.2.4: Ajustes de regresión del contenido relativo de agua simplástica (RSWC) y de la turgencia ( $\Psi_p$ ) vs. la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW).

Variedad	RSWC vs. FTSW	R <sup>2</sup>
Chardonnay	$0,9195/(1 + 0,2139 \cdot \exp(-5,466 \cdot FTSW))$	0,80
Syrah	$0,7085/(1 - 0,1032 \cdot \exp(0,6681 \cdot FTSW))$	0,77
Malbec	$0,8927/(1 + 0,3239 \cdot \exp(-3,555 \cdot FTSW))$	0,73
Cereza	$0,8961/(1 + 0,07849 \cdot \exp(-2,395 \cdot FTSW))$	0,71
Grenache	$0,9246/(1 + 0,1161 \cdot \exp(-2,13 \cdot FTSW))$	0,70
$\Psi_p$ vs. FTSW		
Chardonnay	$0,8971/(1 + 3,010 \cdot \exp(-8,902 \cdot FTSW))$	0,88
Syrah	$0,0241/(1 - 0,9323 \cdot \exp(0,03939 \cdot FTSW))$	0,82
Malbec	$0,6342/(1 + 3,141 \cdot \exp(-7,608 \cdot FTSW))$	0,75
Cereza	$0,9824/(1 + 0,9513 \cdot \exp(-1,757 \cdot FTSW))$	0,70
Grenache	$0,8566/(1 + 1,306 \cdot \exp(-3,654 \cdot FTSW))$	0,70

i

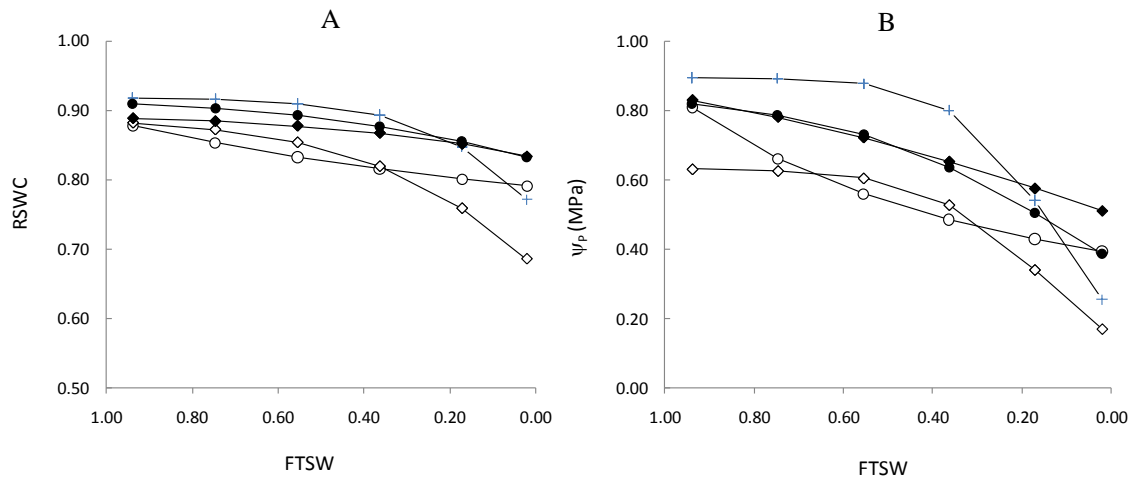


Figura 5.2.9: Disminución del contenido relativo de agua simplástica (RSWC) y de la turgencia ( $\Psi_p$ ) a medida que el suelo se seca y disminuye su fracción de agua edáfica transpirable (FTSW), en las variedades de vid Grenache (●), Cereza (◆), Chardonnay (+), Malbec (◇) and Syrah (○). Los valores corresponden a ajustes de regresión curvilínea ( $R^2 > 0,7$ ,  $p < 0,05$ ).

Por último, debe indicarse que en la curva de presión-volumen se observó una débil relación entre  $W_0$  y  $\Psi_{\Pi 100}$  y entre  $W_0$  y  $\varepsilon$  ( $R^2$  0,31 y 0,49, respectivamente). Esto es importante porque relativizó la posibilidad de que existiera algún artefacto en los RSWC y  $\Psi_p$  de mediodía calculados a partir de FW, TW, DW y  $W_0$ , y los simulados utilizando  $g_s$ ,  $k_L$ ,  $\Psi_{\Pi 100}$  y  $\varepsilon$ . La comparación entre estos valores estimados y los simulados, que representa una instancia de prueba crucial para esta tesis, será desarrollada en el apartado siguiente.

### 5.2.2 *Qué tan bien, refleja la realidad el modelo*

Los  $\Psi_p$  y de RSWC fueron calculados mediante las ec. 4.1.26; 4.1.25; 3.1.10; 3.5.17; 3.5.8; 4.2.11; y 4.2.3. No se utilizaron la ec. 4.2.17 que predice  $k_L$ , ni la 4.3.7 que predice  $g_s$ , por no haber podido estimarse los parámetros  $\chi$ ,  $M$ , ni medir las variables  $K_{Sat}$ ,  $\alpha$ ,  $\chi$ ,  $M$ ,  $f_g$ ,  $r_g$ ,  $\Psi_{\pi g}$  y  $\Psi_{\pi e}$ . Por este motivo, los valores predichos por el modelo se calcularon usando las  $k_L$  y  $g_s$  observadas en el experimento. Y, puede decirse, que lo que se probó fue el modelo restringido al sector del SPAC correspondiente a las células del mesófilo foliar.

Considerando estas aclaraciones, puede afirmarse que, para todas las variedades y niveles de FTSW estudiados, los valores de  $\Psi_p$  y de RSWC observados durante el experimento fueron similares a aquellos predichos por el modelo ( $R^2$  0,97 para ambas variables; figura 5.2.10, A y B). Esto demuestra que RSWC y de  $\Psi_p$  fueron determinados por las condiciones ambientales y por las variables evitadoras del estrés hídrico *-i.e.*,  $\Psi_{\Pi 100}$ ,  $\varepsilon$ ,  $k_L$  y  $g_s$ , éstas últimas en los niveles propios de cada variedad, de la forma que el modelo establecía. En la relación entre datos observados *vs.* predichos por el molelo los interceptos no fueron diferentes de 0 ( $p \geq 0.95$ ) y las pendientes fueron cercanas a 1 ( $p \leq 0.05$ ), lo que indicaría que el modelo es mecanístico y no requiere parametrización, como de alguna manera se había propuesto durante su desarrollo (ver capítulo 4).



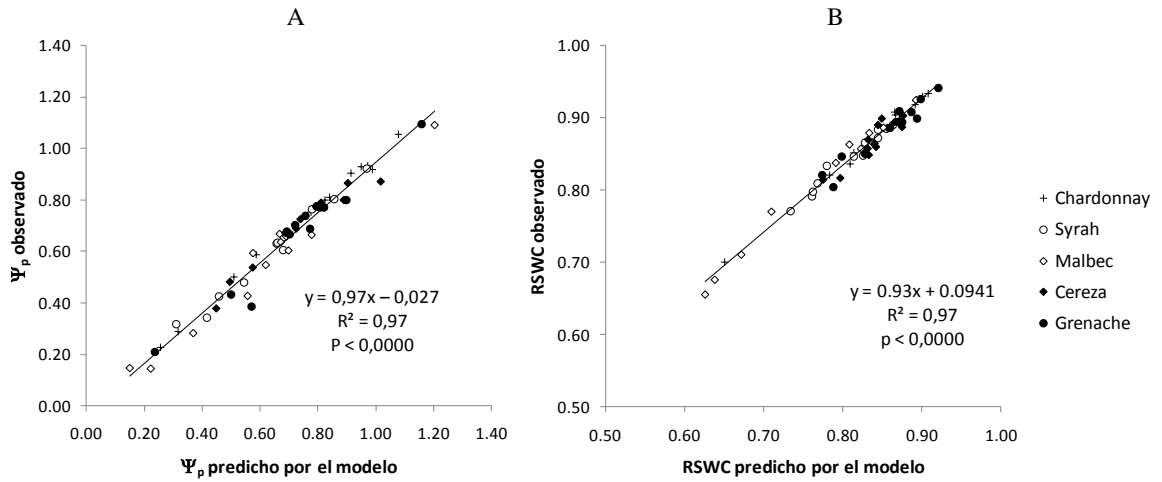


Figura 5.2.10: Valores de turgencia ( $\Psi_p$ ; A) y contenido relativo de agua simplástica (RSWC; B) observados vs. predichos por el modelo en cinco variedades de vid. La regresión lineal corresponde a todas las variedades en conjunto.

La temperatura foliar también fue predicha por el modelo (Campbell y Norman, 1998) con una confianza del 94% (figura 5.2.11).

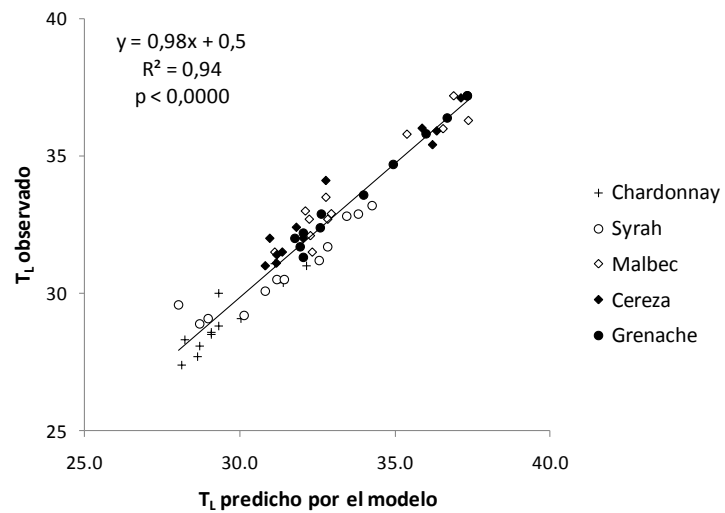


Figura 5.2.11: Valores de temperatura foliar ( $T_L$ ) observados vs. predichos por el modelo, en cinco variedades de vid. La regresión lineal corresponde a todas las variedades en conjunto.

En resumen, los resultados de la evaluación experimental a la que fue sometido el modelo de la tesis (formalizado por las ec. 4.1.26; 4.1.25; 3.1.10; 3.5.17; 3.5.8; 4.3.7; 4.3.1; 4.3.6; 4.2.17; 4.2.11; 4.2.26; y 4.2.3), prueba la hipótesis 1 que decía que:

H<sub>1</sub>: “El contenido relativo de agua simplástica (RSWC) y la turgencia ( $\Psi_p$ ) foliares dependen de la acción regulatoria que ejercen en conjunto las variables de evitación del estrés de la planta –i.e., conductancia hidráulica ( $k_{L\text{ planta}}$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ), potencial osmótico foliar ( $\Psi_\pi$ ) y módulo de elasticidad de los tejidos ( $\varepsilon$ )– sobre las variables ambientales asociadas con la oferta y la demanda de agua –i.e., fracción de agua edáfica transpirable (FTSW), potencial agua del suelo ( $\Psi_S$ ), y déficit de presión de vapor de la atmósfera (D).”

Obtenida esta prueba, ahora vamos a analizar qué características, inherentes a la estructura del sistema de regulación hídrica y a su funcionamiento, es capaz de develar el modelo.

### 5.2.3 *¿Cómo interactúan los mecanismos evitadores en la vid? ¿Qué explica el modelo?*

Dada la alta correlación que, como se observó, existe entre el modelo y la realidad, y gracias a haber medido experimentalmente las variables  $k_L$ ,  $g_s$ ,  $\Psi_{II100}$  y  $\varepsilon$ , bajo distintos niveles de FTSW, es posible usar las magnitudes observadas para explicar cómo interactúan los mecanismos evitadores para definir RSWC y  $\Psi_p$ ; qué peso relativo tienen los distintos mecanismos en el fenómeno de la resistencia a sequía; y qué diferencia a las variedades más evitadoras de las que lo son menos.

Con esta intención, se probó el modelo simulando diferentes niveles de FTSW en cada variedad. El RSWC y el  $\Psi_p$  se calcularon usando las ec. 4.1.25, 4.1.26 y 3.1.10. Para estimar los comportamientos varietales en  $\Psi_{II100}$  y  $\varepsilon$ , debido a que no existieron diferencias entre Grenache, Cereza, Chardonnay y Syrah para los distintos FTSW, se utilizaron los valores promedios de estas variedades y se compararon con los de los Malbec. Junto con estas magnitudes, se utilizaron los valores de  $g_s$  y  $k_L$  predichos por las ecuaciones de regresión para cada FTSW (tabla 5.2.3). Los valores de  $T_L$  y  $g_b$  fueron calculados de acuerdo a lo propuesto por Campbell y Norman (1998; ec. 3.5.17 y 3.5.8) y que forma parte del modelo en su forma

más integrada. El  $\Psi_s$  fue estimado a partir de la FTSW como propone el modelo (ec. 4.2.11). Este procedimiento permitió pesar la contribución de cada variable evitadora y analizar las diferencias entre variedades, en cuanto a su capacidad de evitar el déficit hídrico.

El modelo mostró que RSWC y  $\Psi_p$  responden a la caída de FTSW con un patrón sigmoidal “típico”. El modelo mostró además que, en todas las humedades de suelo –desde FTSW 1 hasta 0–, Chardonnay, Grenache y Cereza mantuvieron los más altos RSWC y  $\Psi_p$ , y pueden ser consideradas las variedades más evitadoras. Syrah y Malbec, en cambio, mostraron los más bajos RSWC y  $\Psi_p$ , y pueden considerarse las menos evitadoras (figura 5.2.12).

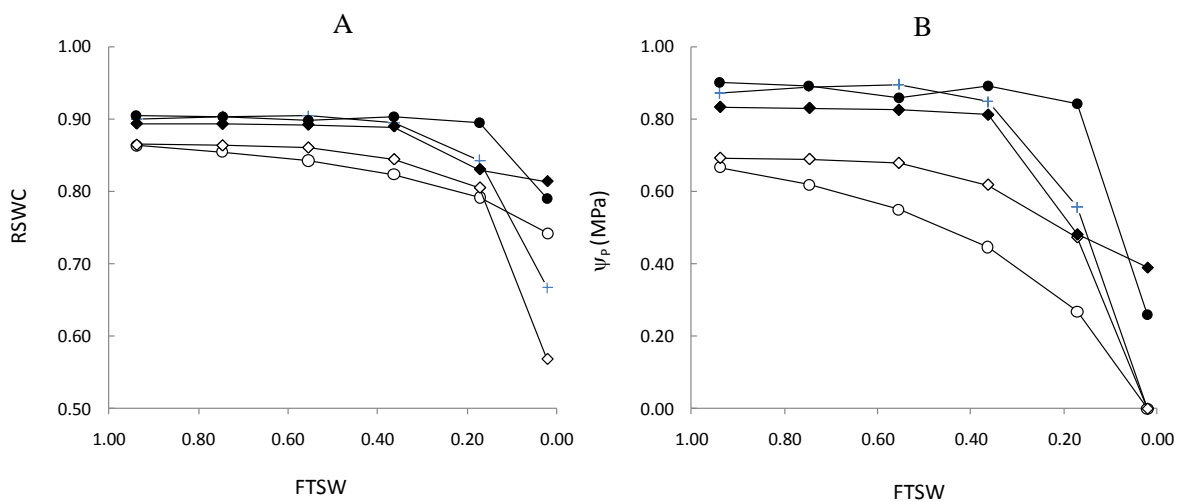


Figura 5.2.12: Valores predichos por el modelo de contenido relativo de agua simplástica (RSWC; A) y turgencia ( $\Psi_p$ ; B), a medida que el suelo se seca y disminuye el contenido de agua edáfica transpirable (FTSW), en las variedades de vid Grenache (●), Cereza (◆), Chardonnay (+), Malbec (◇) y Syrah (○).

A continuación, se intentarán explicar las razones de estos comportamientos.

En primer lugar, el modelo muestra que, para todas las variedades, los RSWC y  $\Psi_p$  son más altos, cuanto mayor es  $k_L$  –que tiene una acción favorable sobre el suministro de agua. Los RSWC y  $\Psi_p$  disminuyen con el incremento del déficit hídrico edáfico, debido a que  $k_L$  también declina con este incremento. Y, de hecho los patrones de declinación de RSWC y  $\Psi_p$  vs. FTSW, prácticamente copian la declinación de  $k_L$  vs. FTSW (figuras 5.2.12 y 5.2.1). Si pudieran incrementarse los  $k_L$  de Syrah, la variedad menos evitadora, en un 75%, para igualar

los valores promedio de Grenache, la variedad más evitadora, sus RSWC y  $\Psi_p$  aumentarían hasta prácticamente equiparar los de esta segunda variedad (figura 5.2.13).

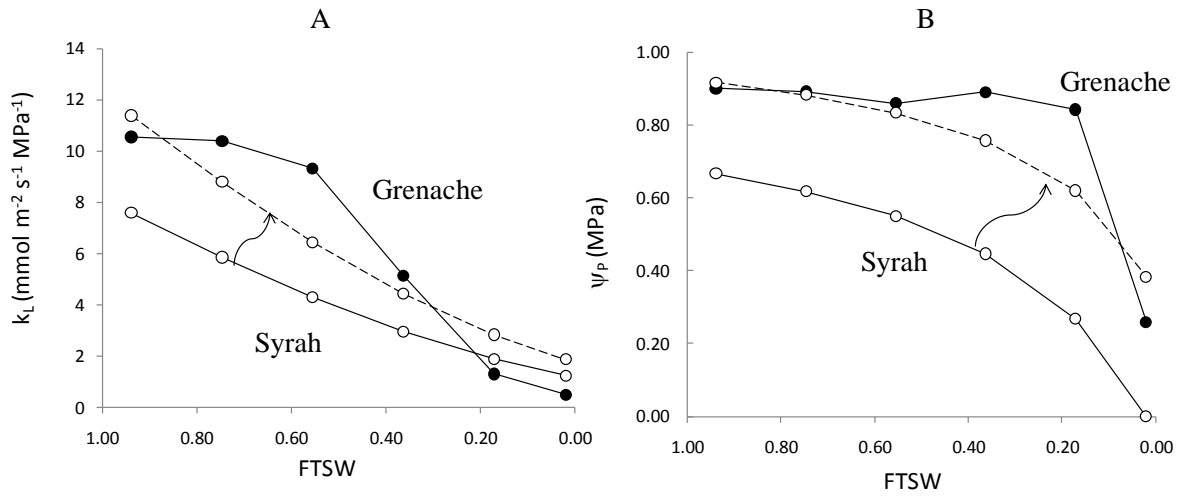


Figura 5.2.13: Aumento simulado de la turgencia ( $\Psi_p$ ) de Syrah (A), al aumentar su conductancia hidráulica ( $k_L$ ) en un 75%, hasta equiparar la de Grenache (B).

Sin embargo, esta sola explicación no es suficiente para dar cuenta de por qué una variedad como Malbec con un  $k_L$  tan alto tiene niveles tan bajos de hidratación y turgencia a medida que FTSW disminuye.

En segundo lugar, el modelo explica que cuanto más bajo es  $g_s$ , más altos serán RSWC y  $\Psi_p$ . Si ahora pudiéramos disminuir la  $g_s$  de Syrah, podríamos comprobar que haría falta bajarlos en alrededor del 40% en promedio para obtener una mejora de RSWC y  $\Psi_p$ , similar a la anterior (figura 5.2.14).

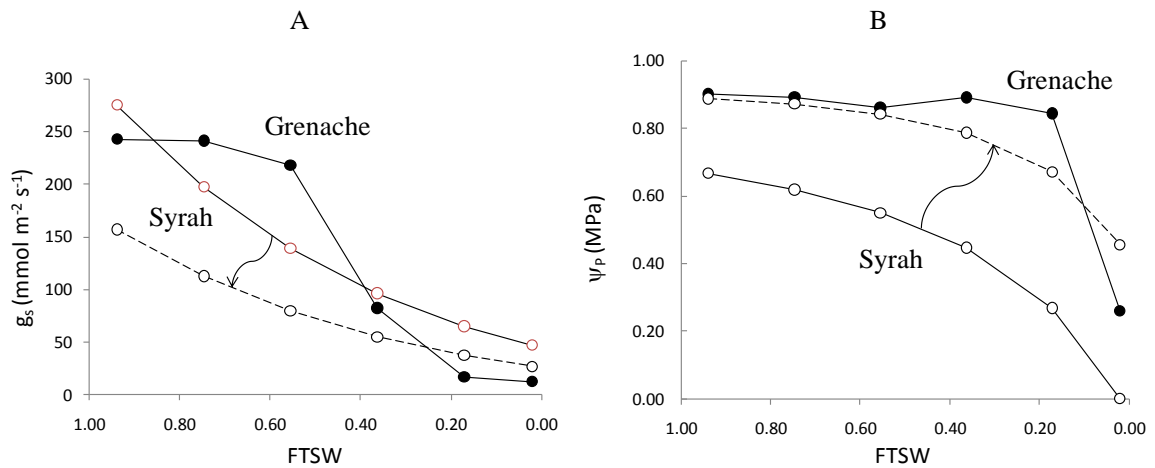


Figura 5.2.14: Aumento simulado de la turgencia ( $\Psi_p$ ) de Syrah (A) equiparando la de Grenache, al disminuir su conductancia estomática ( $g_s$ ) en un 40% (B).

Tercero y más importante, el modelo explica que no son tan significativos los valores que tomen individualmente  $k_L$  o  $g_s$  sino la relación que exista entre ambos. Y, se puede dar el caso que variedades con estomas más abiertos – $g_s$  más altos–, como Cereza y Chardonnay, mantengan una mejor hidratación y turgencia que Syrah, con estomas más cerrados (figuras 5.2.1 B y 5.2.12). Bajo este punto de vista, y recordando la estrecha relación que existe entre  $g_s$  y  $k_L$  (ver punto 4.3 en el capítulo 4; y figura 5.2.2), puede decirse que una variedad será tanto más evitadora cuanto menor sea su pendiente en la función  $g_s = a + b \cdot k_L$  –pendiente que dada su importancia y para diferenciarla de la de otras funciones que aparecen en la tesis llamaremos  $B_{gs}$ . Así por ejemplo, la  $B_{gs}$  de Grenache –24 MPa– fue mucho menor que la de Syrah –44 MPa– y esto aseguró que la primera variedad conservara mayores hidratación y turgencia a medida que el suelo se secaba (figura 5.2.15). Las  $B_{gs}$  de Malbec, Cereza y Chardonnay tomaron valores intermedios entre los de Grenache y Syrah –28, 33 y 38 MPa, respectivamente.

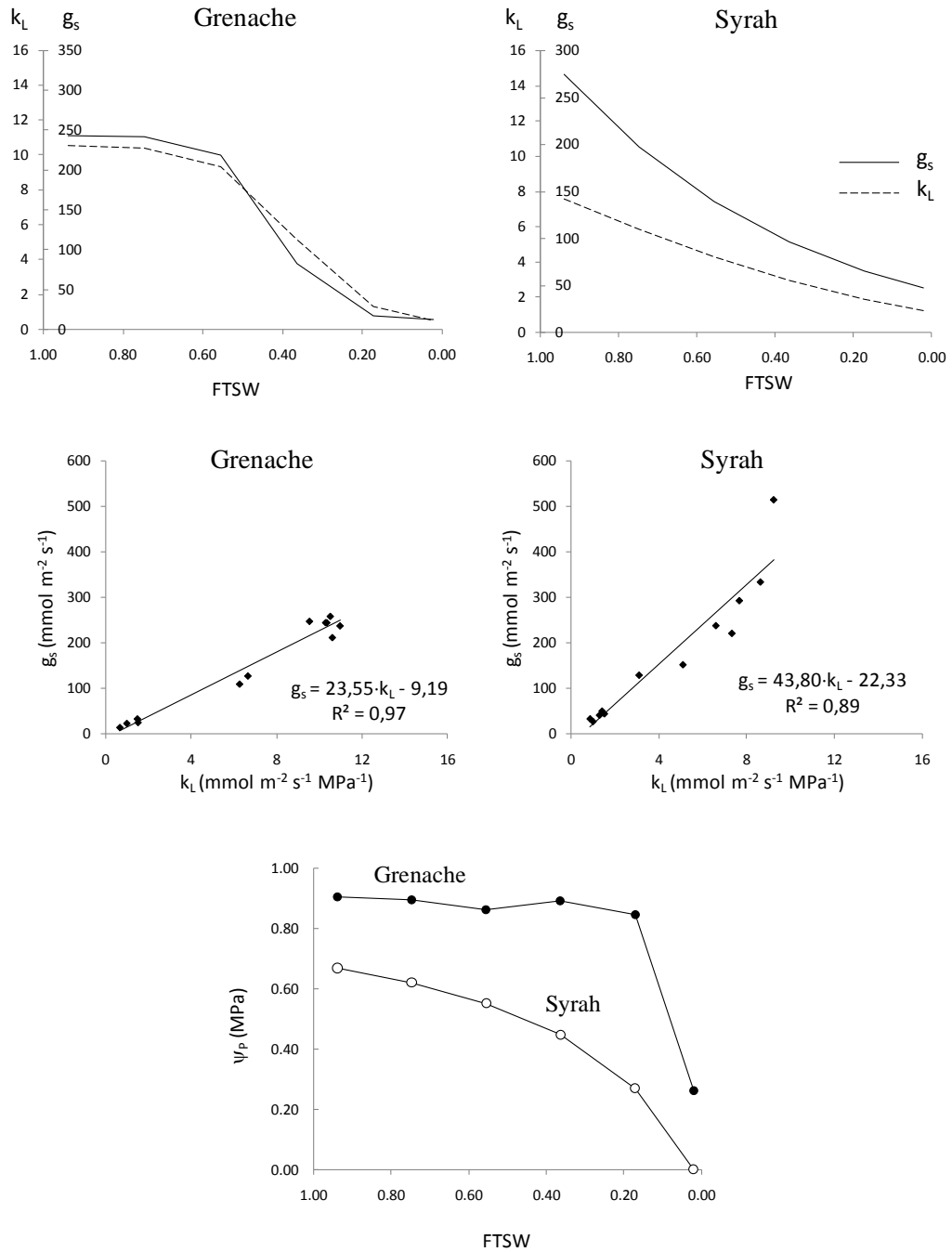


Figura 5.1.15: Relaciones entre conductancias estomática ( $g_s$ ) e hidráulica ( $k_L$ ) e implicancias sobre la conservación de la turgencia ( $\Psi_p$ ) a medida que el suelo se seca y disminuye la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW), en las variedades de vid Grenache y Syrah ( $g_s$  y  $k_L$  están en unidades de  $\{\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}\}$  y  $\{\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}\}$ , respectivamente).

Se hace evidente que  $g_s$  y  $k_L$  más allá de su similaridad biofísica –en tanto que ambas son conductancias al flujo del agua–, juegan un rol opuesto en definir RSWC y  $\Psi_p$ . Esto es debido a que, como se mencionó antes,  $k_L$  regula la oferta de agua y  $g_s$  regula la pérdida de agua en la planta.

Comprendido este punto, debe tenerse muy en cuenta que el tener un  $B_{gs}$  favorable –*i.e.*, bajo– en términos de evitación del estrés hídrico, no siempre asegura estomas bien abiertos y altos niveles de asimilación de carbono, aunque tampoco niega esta posibilidad. Así, Cereza resultó casi tan evitadora como Grenache, pero lo hizo manteniendo los estomas más abiertos y, por lo tanto, conservando una mayor potencialidad de asimilación de carbono a medida que el suelo se secaba. En este sentido, Grenache podría calificarse como una variedad “más conservadora” ya que manteniendo los estomas más cerrados propició un menor uso del agua (WU). Para ella era como tomar un “seguro” ante la incertidumbre que significaba contar con un suministro hídrico suficiente en el futuro. El poder de  $B_{gs}$  para definir la hidratación y turgencia puede observarse palpablemente en la simulación de la figura 5.2.16, donde se comprueba que Syrah podría mejorar su turgencia en forma equiparable tanto aumentando  $k_L$  como disminuyendo  $g_s$  siempre que la disminución de  $B_{gs}$  fuera la misma. Parecería difícil cambiar el comportamiento estomático de una planta –y su  $g_s$ –, pero hipotéticamente sería posible mejorar su  $B_{gs}$ , por ejemplo usando un portainjerto con alto  $k_L$ , lo que es muy factible en frutales como la vid.

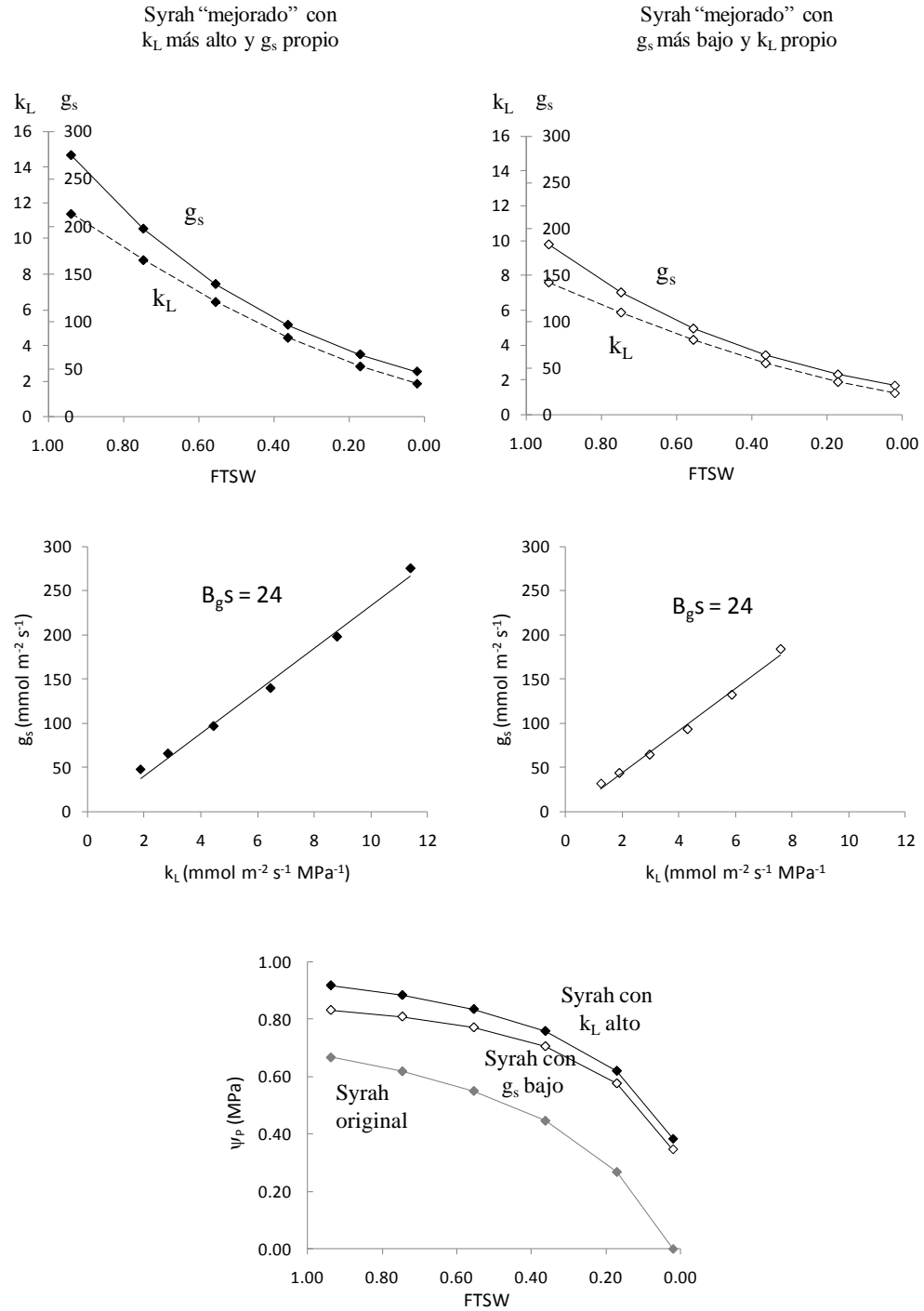


Figura 5.2.16: Mejora simulada en la turgencia de Syrah cuando aumenta la conductancia hidráulica ( $k_L$ ) o disminuye la conductancia estomática ( $g_s$ ), en ambos casos hasta obtener una pendiente de la relación  $g_s$  vs.  $k_L$  de 24 MPa similar a la de Grenache ( $g_s$  y  $k_L$  están en unidades de  $\{\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}\}$  y  $\{\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}\}$ , respectivamente).



El cuarto aspecto que el modelo explica es que, a menores valores de  $\Psi_{\Pi 100}$  –y a mayores de  $\varepsilon$ , ya que ambas variables están correlacionadas–, se incrementan RSWC y  $\Psi_p$ . Esto se evidencia cuando simulamos que Malbec, una variedad poco evitadora por poseer un menor ajuste osmótico y ser más elástica, adquiere el mayor ajuste osmótico y la rigidez de Grenache (figura 5.2.17). Este último aspecto es muy importante ya que puede mejorarse la capacidad de evitar el estrés hídrico de un genotipo aumentando su potencial osmótico, por ejemplo mediante transformación genética. Y, lo más importante de todo es que esta mejora en la capacidad evitadora no entraña el riesgo de aumentar el WU como cuando aumenta  $k_L$ , ni de disminuir la asimilación de carbono, como cuando disminuye  $g_s$ .

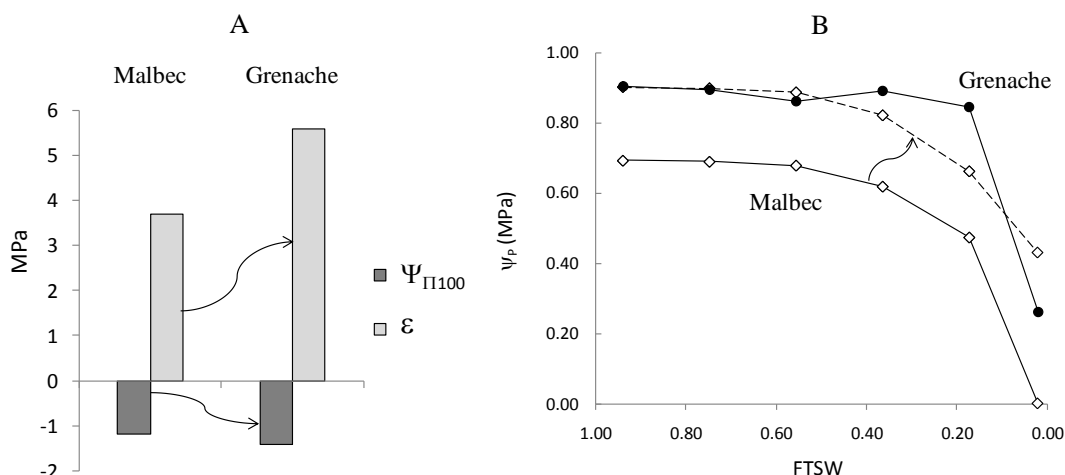


Figura 5.2.17: Aumento simulado en la turgencia ( $\Psi_p$ ) de Malbec, cuando adquiere el potencial osmótico ( $\Psi_{\Pi 100}$ ) y la elasticidad ( $\varepsilon$ ) de Grenache.

En síntesis, el modelo estableció que las variables evitadoras  $-k_L$ ,  $g_s$ ,  $\Psi_{\Pi 100}$  y  $\varepsilon$ , pero también  $B_{gs}$ – tienen un carácter aditivo y, los genotipos más evitadores muestran una mayor  $k_L$ , ó una menor  $g_s$ , ó una menor  $B_{gs}$ , ó son más rígidos y a la vez mas ajustados osmóticamente *-i.e.*, con menor  $\Psi_{\Pi 100}$  y mayor  $\varepsilon$  (tabla 5.2.2 y figuras 5.2.1, 5.2.2 y 5.2.12). Estas condiciones no fueron reunidas al mismo tiempo por ninguna de las variedades de vid estudiadas, pero algunas variedades *-e.g.*, Grenache y Cereza– fueron más evitadoras que otras *-i.e.*, Malbec y Syrah– por haber combinado varios mecanismos de la manera más adecuada (figura 5.2.18). Chardonnay fue una variedad intermedia. Tendió a mantener altos niveles de hidratación y

turgencia cuando no hubo restricción hídrica. Pero, al mantener altos  $g_s$  – lo que la hacía muy derrochadora de agua–, su hidratación y turgencia caían mucho bajo restricción hídrica.

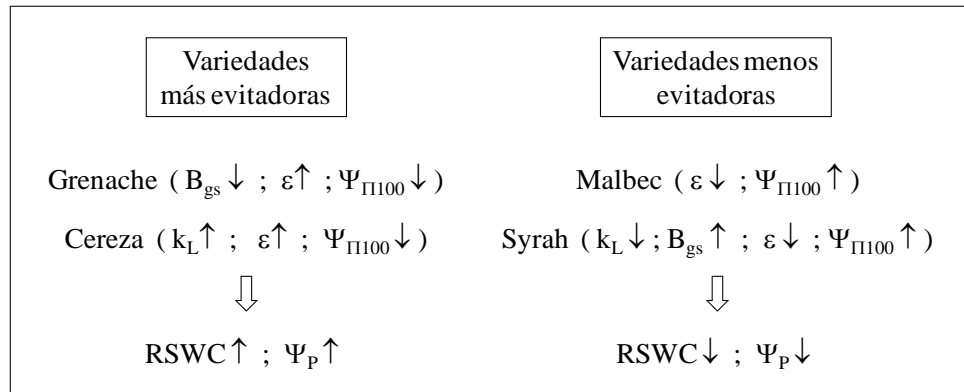


Figura 5.2.18: Estrategias de las variedades de vid más evitadoras frente a las de las menos evitadoras del estrés hídrico ( $\uparrow$ : denota un valor alto;  $\downarrow$ : denota un valor bajo;  $k_L$ : conductancia hidráulica suelo-hoja;  $B_{gs}$ : pendiente de la relación  $g_s$  vs.  $k_L$ ;  $\Psi_{\Pi 100}$ : potencial osmótico a turgencia máxima;  $\varepsilon$ : módulo global de elasticidad; RSWC: contenido relativo de agua simplástica;  $\Psi_p$ : turgencia).

Las simulaciones realizadas en este apartado cumplen con las intenciones planteadas en la formulación de la tesis que decían que:

“El modelo será capaz de identificar a qué se deben las diferencias entre los genotipos más y menos evitadores, y cuáles son las variables claves y los tipos de acción que definen esta evitación del estrés hídrico, en plantas como la vid”

### 5.3 Discusión

A través del tiempo la ciencia ha acumulado un cuerpo de conocimientos sobre los efectos del déficit hídrico en las plantas (Lovisolo *et al.*, 2010; Steduto *et al.*, 2007; Hsiao *et al.*, 2007; Aguirrezabal *et al.*, 2006; Maseda & Fernández, 2006; Tarara *et al.*, 2005; Schultz, 2003; Chaves *et al.*, 2002; Chaves *et al.*, 2003; Patakas y Noitsakis, 1999; Bray, 1997; Buckley, 2005). No obstante esto, con un afán reduccionista, necesario al principio, mucha de la investigación en el pasado se focalizó en mecanismos individuales (Damour *et al.*, 2010; Buckley, 2005; Sinclair, 2005; Tyree, 2003 b; Tyree y Zimmermann, 2002).

Comparativamente, menos estudios trataron de desarrollar un abordaje más sistémico de la

regulación hídrica de las plantas, aunque en este sentido, los trabajos de Cowan fueron pioneros (Cowan; 1972 a; Cowan; 1972 b; Cowan, 1965) y marcaron el camino a seguir. La intención lógica de definir el sentido termodinámico de las relaciones hídricas, llevaron a priorizar al  $\Psi_L$  como el principal indicador del *status* hídrico. Y, aunque el  $\Psi_L$  probablemente es la variable de respuesta mas citada en estudios de déficit hídrico, está sin embargo poco relacionada con la turgencia o la hidratación celulares, dos variables con un sentido más biológico ya que están implicadas en el metabolismo y el crecimiento de las plantas. En el modelo desarrollado en esta tesis, el  $\Psi_L$  fue considerado sólo como una variable de intersección entre dos circuitos de flujo de agua en la planta, el circuito que va del suelo a la atmósfera, pasando por la planta y el circuito que hidrata la célula, yendo desde el apoplasto al simplasto foliar (ver figura 4.1.1 en el capítulo 4).

Al predecir la turgencia y la hidratación foliar, sacando al  $\Psi_L$  del foco, el modelo teórico desarrollado en la tesis logró varios aportes interesantes. Un primer aporte, es que integró en una única función matemática todas las variables ambientales, más todas las variables bióticas implicadas en la regulación hídrica. Esto significa que esta función formaliza al sistema de regulación hídrica, considerando cuáles son sus partes, y cómo funciona. La evidencia reunida en la tesis sugiere que este sistema regulatorio de la humedad y la turgencia de las plantas superiores, que puede ser representado por el modelo, funciona con variables de entrada *-i.e.*, las oferta y demanda de agua ambientales, dadas por  $\Psi_S$ ,  $e_a/P_a$ ,  $T_a$ ,  $R_{abs}$  y  $u$  y de salida *-i.e.*, la hidratación y turgencia foliares; y con puntos de control, que además interactúan entre ellos *-las variables evitadoras*  $k_L$ ,  $g_s$ ,  $\Psi_{II100}$  y  $\varepsilon$ . Todos los puntos de control son necesarios en el modelo y ninguno es redundante. La coordinación observada entre  $g_s$  y  $k_L$  *-i.e.*,  $B_{gs}$ , y entre  $\Psi_{II100}$  y  $\varepsilon$ , dos de las interacciones más importantes que definen el modo en que funciona el sistema de regulación hídrica, indica que éste tiene un alto nivel de organización. Esto permite que las plantas mantengan la hidratación celular y la turgencia, preservando el metabolismo (*e.g.*, la asimilación de carbono), la expansión celular y el crecimiento. Con respecto a cómo funciona el sistema regulador, el modelo dilucidó que los aspectos claves que permitían mantener altos niveles de hidratación y turgencia eran, poseer y mantener una alta  $k_L$ ; que  $B_{gs}$  fuera baja; y asegurar un ajuste osmótico marcado, en combinación con tejidos más rígidos. Estos aspectos ya habían sido señalados por diversos investigadores como

importantes para asegurar la resistencia a sequía (Ripullone *et al.*, 2007; Tyree y Zimmermann, 2002; Patakas *et al.*, 2002; Patakas, 2000; Patakas y Noitsakis, 1999; Saliendra *et al.*, 1995; Sperry *et al.*, 1993a; Sperry *et al.*, 1993b) pero no quedaba claro cómo interactuaban, para definir la hidratación y la turgencia. Por ejemplo, algunos investigadores, basados en sus observaciones, habían propuesto que  $g_s$  responde a cambios de  $\Psi_L$ , inducidos por la pérdida de  $k_L$ , causada a su vez por el embolismo del xilema; y que ésta era la causa de la asociación entre  $g_s$  y  $k_L$ , y representaba el mecanismo por el cual las plantas se protegían de la cavitación (Ripullone *et al.*, 2007; Saliendra *et al.*, 1995; Sperry *et al.*, 1993a; Sperry *et al.*, 1993b). Sin tener en cuenta los mecanismos hidráulicos, esta hipótesis resulta atractiva y plausible. Conociendo ahora más integralmente el mecanismo hidráulico y como funciona a escala diaria y estacional, resulta algo incompleta. La  $g_s$  está acoplada con  $k_L$  por causas meramente hidráulicas, y durante la mañana, la  $k_L$  sigue aumentando por acción de las acuaporinas radicales, y  $g_s$  en consecuencia aumenta. Por supuesto que si se produce alguna cavitación cercana a la catástrofe que afecte seriamente a  $k_L$ ,  $g_s$  se reducirá concomitantemente. La  $g_s$  no puede hacer otra cosa más que copiar a  $k_L$ , ya que, como se ha demostrado, depende casi linealmente de él. También, como se ha puesto de manifiesto,  $B_{gs}$ , la pendiente de la relación entre ambas conductancias, es la variable más importante para definir  $\Psi_L$ , a lo largo del día, y es plausible que disminuciones de  $B_{gs}$  a lo largo de la mañana, sí sean las responsables del control del embolismo. La  $k_L$  integra todas las conductancias hidráulicas de la planta y en este estudio se midió como una única variable, Cochard *et al.* (2002) en cambio pudo medir por distintas metodologías las conductancias parciales para tratar de establecer la relación más directa entre éstas y  $g_s$ . De sus observaciones entendieron que  $g_s$  responde a la conductividad del continuo ( $k_L$ ), pero en forma más lineal o inmediata, a las fluctuaciones de la turgencia foliar ( $\Psi_p$ ). Por no haber revelado todo el mecanismo, estos autores pudieron haber confundido causa con efecto. Pero de todas formas sus observaciones no contradicen al modelo de regulación estomática que se propone en el presente estudio ya que en él queda establecida que  $g_s$  está determinada por el balance hídrico foliar en un total acuerdo con la teoría postulada por Buckley (2005).

Un aspecto importante sobre el alto nivel de organización que muestra el sistema de regulación hídrica es que las duplas  $\Psi_{\Pi 100-\varepsilon}$  y  $g_s-k_L$  están altamente correlacionadas dentro,

pero no entre ellas. La explicación de este fenómeno puede tener que ver con el origen evolutivo de las plantas. El mecanismo osmótico, combinado con la existencia de una pared celular semirrígida –que actúa como soporte, impidiendo que los protoplastos estallen por ósmosis–, se originó en los antecesores de las plantas –las Bacterias y Arqueas– (Margulis, 1996) y fue el primer dispositivo evitador del estrés hídrico. Esa adaptación les permitió a estos Procariotas colonizar mares y lagunas concentrados en sales, probablemente hace más de 3.500 millones de años. Esta estrategia permitió además, que las Briófitas ganaran el ámbito terrestre hace 470 millones de años (Oliver *et al.*, 2005), perfeccionándola mediante mecanismos de resistencia a la desecación (Mundree *et al.*, 2002). Esta antigua historia común hace plausible que  $\Psi_{\Pi 100}$  y  $\varepsilon$  estén tan íntimamente asociados.

Por otro lado, la conquista más amplia del medio terrestre implicó un cambio radical de estrategia con respecto a la que habían esbozado las primeras plantas terrestres. Este cambio tardó varios millones de años en producirse, pues requirió profundas modificaciones anatómicas. La nueva estrategia consistió en desarrollar mecanismos evitadores que permitieran mantener una humedad interna mayor a la del medio circundante. Esto requirió primero aumentar la eficacia de la cutícula y generar poros, que permitieran el ingreso de  $\text{CO}_2$  (Edwards *et al.*, 1998). Los primeros pseudoestomas aparecieron hace 430 millones de años en una Briófitas primitiva similar a *Sphagnum* y, en el fin del Silúrico –411 millones de años atrás– las Briófitas ya contaban con estomas funcionales como los de las plantas actuales (Edwards *et al.* 1998). Dos millones de años después del surgimiento del estoma, apareció en los musgos un tejido de conducción de savia incipiente, que les brindó la potencialidad de crecer en altura, mejorando la conducción de agua. Estas plantas primitivas carecían de raíces –solo tenían rizoides de anclaje–, y muchas veces la adquisición de agua edáfica y nutrientes minerales estaba a cargo de hongos simbióticos. La aparición de una raíz con barrera simplástica –o sea una endodermis con banda de Caspary– apareció recién entre 410 y 395 millones de años atrás con las Traqueófitas (Raven y Edwards, 2001). Con respecto al xilema, a medida que las plantas evolucionaron para hacerse más altas, apareció un tejido de conducción basado en traqueidas, que compartía las funciones de conducción y sostén. Esta novedad apareció hace 400 millones de años con las Traqueófitas (helechos y Gimnospermas). Luego de 300 millones de años, en los que predominó este tipo de estructura, apareció, como

última novedad en las Angiospermas, un xilema con funciones separadas de conducción y sostén –en el Cretácico, hace 100 millones de años. En estas plantas los vasos sustituyeron a las traqueidas en la conducción de agua, gracias a elementos mucho más cortos y de mayor diámetro, que aumentaron dramáticamente la conductividad hidráulica. La deposición de lignina también cambió, concentrándose en la pared secundaria, lo que coadyuvó a mantener una alta conductividad (Boyce *et al.*, 2004). En estas plantas, la función de sostén fue asignada a las fibras del xilema. En las Angiospermas, el aumento de la eficiencia de conducción tuvo como correlato un costo en términos de pérdida de seguridad hidráulica, ya que aumentó la tendencia de los vasos a cavitarse, bajo altas tensiones (Tyree y Zimmermann, 2002).

El perfeccionamiento de la estrategia de evitación basada, como se ha visto, en la coordinación  $g_s$ - $k_L$ , insumió unos 30 millones de años –desde la aparición del estoma, hasta la de la raíz y el xilema–; un parpadeo en la historia evolutiva, si se compara con los 3.000 millones de años que separan el surgimiento del estoma, del origen de la pared celular.

Con respecto a la misma relación  $g_s$ - $k_L$  y a la necesidad de mantener un bajo  $B_{gs}$  para evitar el estrés hídrico, un aspecto importante que permitió el modelo fue poder indagar sobre las causas de la pendiente  $B_{gs}$ . Resultando como más plausible que  $B_{gs}$  dependa de la ventaja mecánica de la epidermis ( $M$ ) que puede ser un valor fijo y propio de cada genotipo –*i.e.*, menos sujeto a ajustes por el propio déficit hídrico. Las variables  $\Psi_{\pi e}$  y  $\Psi_{\pi g}$ , de las cuales  $B_{gs}$  también depende, están mucho más sujetas a cambios en el déficit hídrico.

Otro aporte importante del modelo fue que logró ser totalmente mecanístico –*i.e.*, basado en leyes físicas y demostraciones matemáticas, que explican las partes del sistema y formalizan su funcionamiento–; y, por lo tanto, se ajusta mucho a la realidad y tiene un gran poder eurístico. Esto se puso de manifiesto por un lado con las altas correlaciones entre los datos predichos por el modelo y los observados experimentalmente y por el otro por la razonabilidad que muestran las predicciones basadas en simulaciones usando el modelo.

Tal vez el aporte más importante del modelo es que pudo explicar porqué muchas respuestas de la planta como por ejemplo  $k_L$ ,  $g_s$ ,  $E$ ,  $\Psi_p$  y RSWC dependen de la fracción de agua edáfica transpirable, y lo hacen con un patrón de decrecimiento sigmoide, a medida que el suelo se seca. Esto brinda un marco teórico a un cúmulo enorme de evidencia empírica en este sentido

(Pellegrino *et al.*, 2008; Lebon *et al.*, 2006; Pellegrino *et al.*, 2005; Sadras & Milroy, 1996). El modelo pudo probar en forma teórica, gracias al desarrollo que se hizo sobre las ideas que había esbozado Sinclair (2005), que la dependencia de las respuestas de la planta a la humedad del suelo se funda en dos aspectos puramente hidráulicos, que interactúan. Estos son, que existe una relación exponencial entre conductividad del suelo insaturado y humedad del suelo; y que la conductancia hidráulica del suelo y la de la planta están en serie, en el circuito de circulación del agua. Y, como se probó por desarrollo teórico, estos dos hechos definen el patrón de respuesta sigmoideal a la FTSW, lo que elimina la necesidad de buscar el hipotético “sensor” radical de la humedad del suelo, que habían sugerido algunos (Sinclair y Ludlow, 1985). En la tesis se confirmó experimentalmente que  $k_L$  y  $g_s$  respondían de la manera “típica” indicada a la caída de FTSW, lo que confirmó lo observado por otros investigadores y avaló la validez del modelo desarrollado.

Algo que debe aclararse es que la concepción teórica que se siguió en el desarrollo del modelo no fue del todo original, sino que fue continuadora a dos modelos preexistentes. Uno, es el modelo simil eléctrico de transporte de agua en el SPAC de Cowan (Cowan, 1972 a), que le brindó sustento conceptual; y el otro es el modelo de regulación de  $g_s$  por el balance hídrico, de Buckley, Mott y Farquhar (Buckley *et al.*, 2003), que se tomó como punto de partida para describir el comportamiento de  $g_s$ . Este último modelo se eligió por ser totalmente mecanístico y probar la vinculación entre  $g_s$  y el balance hídrico. Más allá de estas deudas intelectuales debe tenerse en cuenta que, si bien el modelo Cowan constituyó un gran avance en el esfuerzo por llegar a una consistencia máxima del sistema de transporte de agua, convirtiendo todas las resistencias, fuentes de potencial y corrientes en equivalentes de vapor, ésta conversión resulta innecesaria y contraproducente en un modelo que quiera reflejar más la realidad. Si se analiza la ec. 3.2.1 de Cowan (en el capítulo 3), luego de la conversión de  $k_L$  a sus equivalentes de vapor, éste ya no se correlaciona con  $g_s$ , por lo que, lo que gana en consistencia física, lo pierde en sentido ecofisiológico. Con respecto al modelo estomático de Buckley, Mott y Farquhar (Buckley *et al.*, 2003), el mismo puede considerarse como un logro teórico muy grande y significa una piedra basal en nuestro modelo. Pero vale aclarar que, para incluir como parte de nuestro modelo al de Buckley, Mott y Farquhar, éste debió ampliarse para incluir como variables ambientales formadoras de  $g_s$ , al déficit de presión de vapor de la atmósfera y a la FTSW.

El modelo desarrollado en la tesis predijo que el RSWC foliar sería menos sensible a los cambios de FTSW que la  $\Psi_p$ . Esto sustenta la idea de considerar que el metabolismo –y por lo tanto el RSWC– tiene una significación mayor que el crecimiento –y por lo tanto  $\Psi_p$ – para la supervivencia. Otra predicción del modelo que debe destacarse, es que las respuestas diarias de las plantas están gobernadas por las variaciones de  $k_{LPlanta}$  –probablemente debidas a la acción combinada de las acuaporinas de las raíces (Vandeleur *et al.*, 2009) y de la cavitación del xilema (Alsina *et al.*, 2007; Chouzouri y Schultz, 2005; Schultz, 2003)–, mientras las respuestas estacionales dependen sobre todo de la FTSW.

Diversos investigadores han realizado un gran esfuerzo intelectual para conceptualizar el fenómeno de las plantas isohídricas y anisohídricas, sobre todo orientado a la interpretación del comportamiento estomático (Soar *et al.*, 2006; Schultz, 2003; Tardieu & Simonneau, 1998) o de  $k_L$  (Maseda y Fernandez, 2006). Pero, no debe perderse la perspectiva sobre que, el principal rasgo que separa a las llamadas plantas isohídricas de las anisohídricas, es la diferencia que se da a mediodía entre el  $\Psi_L$  de plantas sometidas a déficit hídrico, con respecto al de plantas que crecen sin déficit (Tardieu & Simonneau, 1998). En las plantas isohídricas su relativamente alto  $\Psi_L$  de mediodía en plantas con déficit hídrico, puede deberse a una baja  $g_s$ , a una alta  $k_L$  o a ambas –según la ley de Van de Honert (1948)– sugiriendo que esas plantas podrían tener un bajo  $B_{gs}$ . En esta tesis se demostró experimentalmente que en la vid,  $B_{gs}$  es genotipo dependiente, lo que soporta la hipótesis de considerar que la variable  $B_{gs}$  puede ser la responsable principal de los comportamientos iso-anisohídrico. De hecho, la variedad Grenache citada como isohídrica (Schultz, 3003) –y con menor  $B_{gs}$  observado en esta tesis– fue capaz de mantener más altos niveles de hidratación y turgencia, bajo déficit hídrico leve y moderado, que la anisohídrica –y con mayor  $B_{gs}$ – Syrah. La dilucidación completa de esta hipótesis requeriría una mayor investigación, a escala diaria, para la cual el uso del modelo desarrollado en la tesis, sería útil.

Por otro lado, no hay que olvidar que el par  $g_s$ - $k_L$  no es el único que explica la hidratación y turgencia, sino que el otro conjunto coordinado  $\varepsilon$ - $\Psi_{II100}$  –en tanto variables que reflejan el ajuste osmótico y la rigidización de los tejidos, permitiendo la evitación del estrés hídrico– también debe ser considerado. La estrecha relación  $\varepsilon$ - $\Psi_{II100}$  adquiere un mayor sentido ecofisiológico cuando se analiza cómo varían estas variables durante la ontogenia. Por



ejemplo, algunos investigadores observaron que las hojas jóvenes de vid mostraban una mayor elasticidad de los tejidos –y un menor ajuste osmótico– y que estas condiciones eran necesarias para la expansión celular y el crecimiento foliar; mientras las hojas maduras mostraban un mayor ajuste osmótico y rigidez, lo que permitía evitar mejor las situaciones de estrés y mantener características de resistencia mecánica más favorables, en la adultez (Patakas *et al.*, 1997). Con respecto a estas variables, la falta de respuesta de  $\varepsilon$  y  $\Psi_{\Pi 100}$  frente a la disminución de la FTSW que se observó en el experimento 1, puede haberse debido a que los niveles de  $\Psi_L$  alcanzados en nuestro estudio aún en los tratamientos con mayor déficit hídrico fueron aproximadamente dos veces más altos ( $\Psi_{PD} -0.6$  MPa), que los de otros estudios en vid en los que sí se observó ajuste osmótico y elástico (alrededor de  $-1.2$  MPa; Rodrigues *et al.*, 1993; Patakas *et al.*, 1997; Patakas & Noitsakis, 1999; Patakas *et al.*, 2002). Esto puede significar que las plantas de nuestro estudio sufrieron nivel de estrés menor al necesario para provocar ese tipo de respuesta. Las condiciones experimentales de la tesis, con plantas aclimatándose lentamente a un déficit paulatino, no invalidan que en la vid realmente exista el ajuste osmótico y elástico, pero sugieren que un déficit hídrico abrupto y severo es necesario para promoverlos. Con o sin ajuste, las diferencias varietales en  $\varepsilon$  y  $\Psi_{\Pi 100}$  observadas en la tesis y similares a las citadas por otros investigadores (Park, 2001; Düring & Loveys, 1982), tienen una gran importancia para definir el grado de resistencia al estrés hídrico en la vid. Al respecto, una variedad como Malbec con una relativamente baja  $B_{gs}$  como para ser una variedad con un poder evitador alto, resultó una variedad decididamente sensible al estrés hídrico, debido a su escaso ajuste osmótico-elástico. Esta falta de resistencia, es algo que posiblemente reconozcan aquellos que han intentado cultivar esta variedad en climas cálidos, con poco éxito. Llegado este punto es interesante volver sobre un tema que se había tratado en la introducción de la tesis, y es por qué la transformación genética en procura de un mayor ajuste osmótico no ha tenido los éxitos que se esperaban de ella. Ahora podemos entender que las supervariedades resistentes a sequía que requiere nuestro mundo necesitan, además de la transformación genética que les asegure un mayor ajuste osmótico, contar con genotipos receptores con características apropiadas en  $k_L$ ,  $g_s$  y  $B_{gs}$ , variables éstas de tipo poligénico.

Por último, luego de haber mencionado tantas fortalezas acerca del modelo, es necesario destacar la que quizás es su principal debilidad. Al igual que lo que sucede con otros modelos mecánicos –*eg.*, el de Cowan sobre el transporte de agua (Cowan, 1960) o el de conductancia estomática de Buckley, Mott y Farquhar (Buckley *et al.*, 2003)–, el modelo desarrollado en esta tesis funciona más como un marco conceptual, que como una herramienta práctica, y sirve más para entender como funcionan los mecanismos fisiológicos implicados que para predecir situaciones determinadas. Éste se debe a dos aspectos, el primero estriba en que en aras de ser más mecánico, el modelo refleja la gran complejidad que se da en los mecanismos biológicos y se hace complicado –*eg.*, Fueron necesarios 13 niveles interrelacionados de distintas variables físicas para poder predecir la hidratación y la turgencia celulares. La segunda es que para realizar predicciones el modelo necesita conocer las magnitudes de muchas variables, algunas de las cuales son muy difíciles de medir –*e.g.*, la conductancia hidráulica de las células oclusivas, ó el aporte de estas células a la transpiración foliar, ó el potencial osmótico foliar a una hora determinada del día.

## **6 Extendiendo el modelo de hidratación foliar a la planta entera: Déficit hídrico vs. crecimiento, producción de biomasa y eficiencia de uso del agua, en la vid**

La turgencia foliar ( $\Psi_p$ ), como hemos propuesto en forma teórica y confirmado experimentalmente, se define por la confrontación entre la oferta y demanda ambientales de agua, y la interacción de los mecanismos de regulación hídrica de la planta –*i.e.*, hidráulico ( $k_L$ ) estomático ( $g_s$ ), osmótico ( $\Psi\pi$ ) y elástico ( $\epsilon$ ). Por otro lado, la interacción entre  $\Psi_p$  y la asimilación de carbono ( $A$ ), van a definir la capacidad de las células para dividirse y elongarse y, ulteriormente, influenciarán a través del área foliar ( $LA$ ) el tamaño del aparato fotosintético y transpiratorio (Maseda y Fernandez, 2006). A su vez, el tamaño del aparato fotosintético y transpiratorio afectará el uso de agua ( $WU$ ), la producción neta de biomasa de carbono ( $C$ ) y la eficiencia de uso del agua ( $WUE$ ). Se ha observado reiteradamente que, la asimilación de carbono, que es una de las causas de este proceso, también es una función de  $g_s$  (Lovisolo *et al.*, 2010). Por lo que, al final, la mayoría de las respuestas al déficit hídrico en la escala de la planta entera pueden expresarse en términos hidráulicos. Esto significa que es posible extender el modelo teórico de regulación hídrica foliar a la planta entera, que se ha desarrollado en la tesis, si consideramos sus efectos sobre la expansión foliar y la producción de biomasa. Esta extensión a la planta entera se intentará en este capítulo a modo de esbozo, y con el solo propósito de proponer una herramienta de comprensión de los fenómenos relacionados con el  $WU$  y la  $WUE$  de la planta.

La cadena lógica parte de considerar, en primer lugar, que la  $WUE$  puede expresarse como:

$$WUE = C/WU \quad (6.1)$$

Donde, WUE: eficiencia de uso del agua {kg kg<sup>-1</sup> agua}; C: biomasa acumulada en el ciclo vegetativo por la planta {kg}; WU: uso de agua por planta en el ciclo vegetativo {kg}.

En segundo lugar, el uso de agua puede expresarse como:

$$WU = WU_{\text{día}} \cdot D \quad (6.2); \text{ donde: } \quad WU_{\text{día}} = \frac{E_{\text{max}}}{2} \cdot LA_T \cdot t \quad (6.3)$$

Donde, WU<sub>día</sub>: uso de agua diario por planta {kg}; E<sub>max</sub>/2: tasa promedio de transpiración {kg m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>}, por simplificación surge como la mitad de la tasa máxima tomada a mediodía (E<sub>max</sub>); t: duración promedio del día con sol durante el ciclo vegetativo {h; e.g., 12 h, desde las 6 a las 18 h}; D: días del ciclo vegetativo {D}; LA<sub>T</sub>: superficie foliar en el día T del ciclo vegetativo {m<sup>2</sup>}.

Ésta ecuación sólo es una simplificación de la realidad, ya que E no es constante a lo largo del día, y los distintos días pueden tener distintas condiciones ambientales, por lo que WU sería más bien:

$$WU = \sum_{T=1}^D WU_{\text{día}} \quad (6.4); \text{ donde: } \quad WU_{\text{día}} = \left[ \int_6^{18} E_t(dt) \right] \cdot LA_T \quad (6.5)$$

Donde D: la duración del ciclo vegetativo {D}.

En tercer lugar la biomasa producida en el ciclo puede expresarse como:

$$C = C_{\text{día}} \cdot T \quad (6.6); \text{ donde: } \quad C_{\text{día}} = \frac{A_{\text{max}}}{2} \cdot LA_T \cdot t \quad (6.7)$$

Donde, C<sub>día</sub>: biomasa acumulada diariamente por la planta {g}; A<sub>max</sub>/2: tasa promedio de fotosíntesis neta {g m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>} –i.e., surge por simplificación como la mitad de la tasa máxima tomada a mediodía (A<sub>max</sub>); t: duración promedio del día durante el ciclo vegetativo {h} –e.g., 12 h con sol, desde las 6 a las 18 h–; T: días del ciclo vegetativo {D}.

Ésta ecuación también es una simplificación de la realidad, ya que A no es constante a lo largo del día, y los distintos días pueden tener distintas condiciones ambientales. Además, para la acumulación de biomasa debe considerarse, no solo el aporte de la asimilación de carbono, sino también el consumo por respiración. Por lo que C sería más bien:

$$C = \sum_{T=1}^D C_{día} \quad (6.8); \text{ dónde: } C_{día} = \left[ \int_6^{18} A_t(dt) \right] \cdot LA_T - \int_0^{24} R_t(dt) \quad (6.9)^{31}$$

Donde,  $R_t$ : tasa de respiración de la planta a la hora  $t$   $\{g \text{ h}^{-1}\}$ .

En cuarto lugar, el área foliar en un día  $T$ , cualquiera del ciclo vegetativo, puede expresarse como una función de crecimiento, como por ejemplo la función de Gompertz:

$$LA_T = LA_{Max} \cdot \exp[(D - T_{Max}) \cdot \exp(b \cdot T)] \quad (6.10)$$

Donde,  $LA_{Max}$ : la superficie foliar máxima *-i.e.*, la meseta de crecimiento-;  $D - T_{Max}$ : la cantidad de días en los que ya no hay crecimiento, luego de alcanzar la meseta final *-i.e.*, la cantidad de días totales del ciclo ( $D$ ) menos la cantidad de días en los que hay crecimiento de  $LA$  ( $T_{Max}$ )-; y  $b$ : la tasa de crecimiento diario de  $LA$  durante la fase aproximadamente “lineal”.

En forma simplificada la ec. 6.10 se puede expresar como:

$$\begin{cases} LA_T = b \cdot T ; & T < T_{Max} \\ LA_T = LA_{Max} ; & T \geq T_{Max} \end{cases} \quad (6.11)$$

En quinto lugar se sabe que  $A$ , en las plantas C3 es función de la conductancia estomática, con la forma de la ec. 6.12 (Campbell y Norman, 1998; en vid, Lovisolo *et al.*, 2010):

$$A = b \cdot \ln(g_s) - a \quad (6.12)^{32}$$

---

<sup>31</sup> Esta ecuación constituye solo una aproximación, ya que la biomasa final surge de la diferencia entre el carbono asimilado por la fotosíntesis y el perdido por respiración, el carbono acumulado como reserva que no forma biomasa y el C contenido en la fracción de biomasa perdida en algunos compartimentos como raíces finas y exudados. En este sentido, faltaría otro término además de la biomasa y la respiración, que determina los otros destinos del C fijado.

<sup>32</sup> En realidad la tasa de fotosíntesis neta ( $A$ ), depende de la conductancia estomática al anhídrido carbónico ( $g_{sc}$ ) y de la concentración de carbono interno del mesófilo foliar ( $c_i$ ) por las ec. i, ii e iii (Campbell y Norman, 1998):

$$A = \frac{(c_{ca} - c_{ci})}{(g_{sc}^{-1} + g_{bc}^{-1})} \quad (i); \text{ dónde } g_{sc} \cong 0,7g_s \quad (ii); \text{ y } g_{bc} \cong 0,7g_b \quad (iii)$$

Donde,  $C_{ca}$ : concentración de  $CO_2$  del aire  $\{0,35 \text{ mol mol}^{-1}\}$ ;  $C_{ci}$ : concentración de carbono interno;  $g_{sc}$ : conductancia estomática al  $CO_2$   $\{\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}\}$ ; y  $g_{bc}$ : conductancia de la capa límite al  $CO_2$   $\{\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}\}$ .

Por otro lado se sabe que la transpiración puede expresarse como:

$$E_t = \left( \frac{g_{st} \cdot g_{bt}}{g_{st} + g_{bt}} \right) \cdot \frac{e_{s(T_L)}^{-e_{at}}}{P_{at}} \quad (3.1.9)$$

Donde, t denota una hora determinada del día.

Y que, como indica el modelo desarrollado en esta tesis, la turgencia puede expresarse como:

$$\Psi_p = \varepsilon \cdot (RSWC - 1) - \Psi_{\Pi 100_t} \quad (4.1.26)$$

Donde:

$$RSWC = \frac{\varepsilon + \Psi_S + \Psi_{\Pi 100} - \frac{e_{s(T_L)}^{-e_a}}{(g_s^{-1} + g_b^{-1}) \cdot P_a \cdot k_L} + \sqrt{\left[ \varepsilon + \Psi_S + \Psi_{\Pi 100} - \frac{e_{s(T_L)}^{-e_a}}{P_a \cdot (g_s^{-1} + g_b^{-1}) \cdot k_L} \right]^2 - 4 \varepsilon \cdot \Psi_{\Pi 100}}}{2 \varepsilon} \quad (4.1.25)$$

Siendo, las condiciones ambientales:  $e_a/P_a$ : presión parcial de vapor del aire;  $T_a$ : temperatura del aire;  $R_{abs}$ : radiación absorbida –ya que la temperatura de la hoja  $T_L = f(R_{abs})$ –;  $u$ : velocidad del viento –ya que conductancia de la capa límite  $g_b = f(u)$ –; y FTSW: fracción de agua edáfica transpirable a través del potencial agua del suelo ( $\Psi_S$ ) que el función de ella; y los reguladores bióticos:  $k_{Lplanta}$ : conductancia hidráulica de la planta a través de la conductancia hidráulica suelo-hoja ( $k_L$ ) que es función de ella;  $g_s$ : conductancia estomática;  $\Psi_{\Pi 100}$ : potencial osmótico a turgencia plena; y  $\varepsilon$ : módulo global de elasticidad (ver ec. 3.1.10; 3.5.17; 3.5.8; 4.3.7; 4.3.1; 4.3.6; 4.2.17; 4.2.11; 4.2.26; y 4.2.3).

Por esta cadena lógica, si, como indica la teoría, el área foliar depende de la turgencia y de la asimilación de carbono –i.e.,  $LA = f(\Psi_p; A_{max})$  (6.13)<sup>33</sup>–, entonces WUE, WU y C dependen de las condiciones ambientales que determinan la oferta y demanda de agua, y de la interacción de los mecanismos evitadores del estrés hídrico de la planta–i.e.,  $k_L$ ,  $g_s$ ,  $\Psi_{\Pi 100}$  y  $\varepsilon$ .

Pero, al final A se hace dependiente de  $g_s$  en forma también logarítmica i.e., la ec. 6.12, debido a variaciones del ci que se dan en las plantas C3, como la vid, como consecuencia de la fotorrespiración y la respiración (Campbell y Norman, 1998).

<sup>33</sup> Esta relación es cierta sólo en parte ya que si el incremento en área foliar depende de la fijación instantánea, y no del uso de carbohidratos de reserva (lo que determina que en realidad, LA dependería de la magnitud de reservas destinada a producir hojas y por lo tanto, de la proporción de carbohidratos fijados con anterioridad cuyo destino fue el de formar reservas). Por otro lado la tasa de asimilación de carbono es dependiente de la edad de la hoja.

La dependencia  $LA = f(\Psi_p; A_{max})$  es plausible, ya que el crecimiento requiere de la expansión celular, dada por la turgencia; pero también del material celular, obtenido por la asimilación fotosintética.

Si 6.13 puede probarse empíricamente, entonces puede demostrarse que esta extensión del modelo de la que depende la economía del agua en la planta, es verdadera. Y también, que las WUE, WU y C dependen de las estrategias de cada genotipo para combinar la acción de sus mecanismos evitadores. Así, por ejemplo podría esperarse que las variedades evitadoras, y que lo son debido a tener una relación  $g_s$  vs.  $k_L (B_{gs})$  baja y  $g_s$  baja, tengan una mayor WUE a bajos FTSW, que otras variedades, aunque a altos FTSW no puedan superar la producción de biomasa de otros genotipos menos evitadores<sup>34</sup>.

En este capítulo intentaremos demostrar entonces, si las relaciones funcionales 6.12 y 6.13 pueden probarse empíricamente en la vid; y si WUE, WU y C dependen de las estrategias de evitación de cada variedad.

Para ello se analizarán las variables de respuesta al déficit hídrico edáfico que se midieron en el ensayo del capítulo 5, el cual ya fue analizado allí en cuanto a sus relaciones hídricas.

## 6.1 Materiales y métodos

Sobre las plantas del ensayo 1, evaluado en el capítulo 5, se estimó el uso de agua (WU) por mediciones del gasto diario y estacional de agua, computando y sumando los riegos realizados cada dos días para reponer la transpiración de cada planta durante los dos meses que duró el ensayo. Además se midió E y A mediante IRGA (ver materiales y métodos en el capítulo 5) y se calculó LA por planta mediante el método detallado en el punto 5.1 del capítulo 5. La tasa de fotosíntesis máxima por planta ( $A_{planta}$ ) y la tasa de transpiración por planta ( $E_{planta}$ ) se calcularon multiplicando E y A por LA. Al final del ensayo las plantas se extrajeron del suelo, lavando sus raíces y se pesaron las hojas, tallos y raíces por separado, se midió su humedad secando muestras de estos órganos en estufa a 80° C, y se calculó la producción de biomasa

---

<sup>34</sup> Este supuesto sería cierto siempre que la capacidad de fijar carbono y el área foliar sean similares entre los distintos genotipos y la única limitante sea  $g_s$ .

(C) como el peso seco de cada uno de estos órganos. Apenas descalzadas, las raíces se extendieron sobre una mesa y se midió su profundidad total ( $L_{\text{Raíz}}$ ). Con las medidas y estimaciones de LA, C,  $A_{\text{max}}$ ,  $A_{\text{planta}}$ ,  $E_{\text{planta}}$ , E y WU, se calculó la eficiencia de uso del agua para la producción de biomasa (WUE). Además se midió longitud total de brotes ( $L_{\text{Brote}}$ ) sumando brotes principales y feminelas; se contó la cantidad de fitómeros (Fit); y se calculó la densidad de raíces ( $L_{\text{vRaíz}}$ ). La variable  $L_{\text{vRaíz}}$  se calculó a partir del peso total de las raíces y el peso de raíces correspondientes a una longitud de 1 m –obtenido sobre muestras de raíces con distintos grosores, en cada planta. También se midió en las hojas, el ancho de las células epidérmicas ( $W_{\text{Cell}}$ ), la densidad de las células epidérmicas en las caras adaxial y abaxial (ED) {células/mm<sup>2</sup>}, la densidad estomática en la cara abaxial (SD) {células/mm<sup>2</sup>}, y el índice estomático (SI) como la relación entre la SD y la suma de SD + ED, en la cara abaxial. Para ello, se realizaron improntas de epidermis mediante laca de nitrocelulosa, las que, luego de secadas, se microfotografiaron con microscopio en un microscopio óptico (Olympus CX21) a 100x. Las mediciones se realizaron sobre una superficie aproximada de 1 cm<sup>2</sup> en cada hoja, de las cuales se fotografiaron dos campos microscópicos. Las mediciones celulares se realizaron sobre las imágenes de microscopía con el programa de análisis digital de imágenes Image J 1.43 u (Wayne Rasband, National Institutes for Health, US). A partir de LA y  $W_{\text{Cell}}$ , se calculó la cantidad de células epidérmicas por planta ( $N_{\text{Cell}}$ ).

Los datos se analizaron por Anova, regresión lineal múltiple y análisis discriminante, mediante el software Statgraphics para Windows, y por regresión curvilínea mediante el software Labfit (Silva y Silva, 1999-2009). Las simulaciones se realizaron mediante el software Microsoft Office Excel 2007 (Microsoft ©).

## 6.2 Resultados

### 6.2.1 *Efectos observados del déficit hídrico, sobre el crecimiento y el gasto de agua de las plantas:*

Considerando todas las variedades en conjunto, la disminución de FTSW provocó una disminución de los valores de prácticamente todas las variables relativas a la canopia – *i.e.*, E,  $A_{\text{max}}$ , LA,  $C_{\text{Aer}}$ ,  $L_{\text{Brote}}$ , y Fit–, con un patrón de decrecimiento típicamente sigmoide (tabla



6.2.1), que copia los modos de caída de  $\Psi_p$ ,  $k_L$  y  $g_s$  vs. FTSW (ver tabla 5.1.1). La disminución de FTSW también provocó la disminución de  $C_{Raíz}$  y  $L_{vRaíz}$  con el mismo patrón sigmoide. En cambio la profundidad total de la raíz ( $L_{Raíz}$ ) aumentó a medida que el suelo se secó y la FTSW disminuyó –aunque también lo hizo con un patrón de tipo sigmoide. La disminución de la FTSW tuvo entonces un doble efecto sobre las raíces, *i.e.*, a medida que el suelo se secó las raíces fueron mas profundas, pero menos densas, y con menor biomasa (figura 6.2.1).

La disminución de LA se debió a la disminución del tamaño de las células ( $W_{Cell}$ ), y no de la cantidad de células ( $N_{Cell}$ ; tabla 6.2.2; figura 6.2.2). El menor tamaño de células a medida que el suelo se secó, provocó un aumento de las densidades de las células epidérmicas y estomáticas (ED y SD). El índice estomático (SI), que mide la proporción de estomas con respecto al total de células epidérmicas, no varió con la FTSW, indicando que los niveles de estrés provocados no fueron suficientes para afectar la formación de estomas, durante la ontogenia foliar.

En cuanto al comportamiento individual de las variedades –*i.e.*, considerando sus comportamientos medios bajo las distintas FTSW–, estas no difirieron en sus respuestas relativas al crecimiento y el desarrollo radical – $C_{Raíz}$ ,  $L_{Raíz}$  y  $L_{v Raíz}$ . Sí difirieron en sus respuestas relativas a la canopia. La variedad “más evitadora”, Grenache, se destacó por conservar mayores LA y C –debido a una mayor  $C_{Aer}$ –, un bajo nivel de E, pero un alto nivel de WU –debido al mayor tamaño de planta (tabla 6.2.1 y figura 6.2.3 A, B y C). Las diferencias con las otras variedades fueron destacables sobre todo entre FTSW 1 y 0,4, *i.e.*, en condiciones que van desde restricción hídrica nula hasta déficit hídrico moderado. Las diferencias entre variedades se anularon a altos niveles de déficit hídrico –FTSW < 0,4. También tuvo el mayor SI (tabla 6.2.2), lo que puede haber estado correlacionado una menor ventaja mecánica de la epidermis (M), una menor pendiente de la relación  $g_s/k_L$  ( $B_{gs}$ ) –efectivamente observada en ella– y un más fino ajuste estomático (ver punto 3.4.2, en el capítulo 3). Cuando no existió déficit hídrico, Chardonnay tuvo un mayor WU que Grenache, aunque no la superó en LA, y mucho menos en C, considerándose como una variedad “derrochadora de agua”. Esta característica puede haberse asociado a que Chardonnay tuvo una SD mayor que la de las otras variedades. La variedad “menos evitadora”, Syrah, gastó

siempre menos agua debido a su menor E y LA; también se destacó por su baja producción de C, *i.e.*, ahorrar agua no le permitió alcanzar una mayor productividad. Syrah además tuvo el más bajo SI, lo que puede haber estado relacionado con una mayor M, y con la alta  $B_{gs}$  observada en esta variedad, que haría que su ajuste estomático sea menos preciso. La variedad Cereza, la segunda “más evitadora”, no se destacó en sus valores de LA debido a su tendencia natural a dar hojas más pequeñas *-i.e.*, en condiciones de no déficit-, lo que en parte limitó su capacidad fotosintética a nivel de la planta entera, no obstante esto fue la segunda en acumular C. La Malbec, considerada como no evitadora por su bajo ajuste osmótico y elástico, tuvo comportamientos intermedios entre Grenache y Syrah. La variedad “más evitadora”, Grenache, produjo una LA un 16% mayor, y una C un 45% mayor, que la “menos evitadora” Syrah, cuando los niveles de déficit hídrico fueron de leve  $-FTSW 0,6-$  a moderado  $-FTSW 0,4-$ , gastando para ello alrededor de un 50% más de agua. Pero hay que considerar que Grenache bajo déficit hídrico leve a moderado gastó alrededor de un 30% menos de agua que sin déficit hídrico.

Todas las variedades aumentaron su WUE para producir biomasa, a medida que la FTSW disminuyó de 1 de 0,4  $-pasando de 2,75 a 5,2 g kg^{-1}$ , en promedio-, luego de lo cual su WUE disminuyó  $-llegando a 4 g kg^{-1}$ , en promedio, cuando FTSW alcanzó el valor 0 (figura 6.2.3 D). No existieron grandes diferencias en WUE, entre variedades, si se considera el promedio de todas las FTSW. Pero, Syrah a pesar de ser la variedad “menos evitadora”, tuvo casi siempre los valores más altos  $-salvo a FTSW 0,4$ , en que fue superada por Cereza. A este nivel de FTSW Chardonnay fue la variedad con WUE más baja  $-un 38%$  menor que Cereza.

Si se considera la WUE estandarizada por el área foliar, para todas las variedades en conjunto, y se compara con el WU, también considerado por unidad de área foliar, y con la tasa de fotosíntesis neta máxima (A), se observa que la WUE alcanzó un máximo cuando FTSW alcanzó 0,2, siendo su patrón de variación más similar a WU (aunque de sentido contrario), que a la A (Figura 6.2.4).

Tabla 6.2.1: Respuestas de cinco variedades de vid cultivadas a seis niveles de fracción de agua edáfica transpirable (FTSW; letras iguales indican que no existieron diferencias en la prueba de Tukey;  $p \leq 0,05$ ).

*	E	A <sub>Max</sub>	LA	C <sub>Aer</sub>	L <sub>Brote</sub>	Fit	C <sub>Raiz</sub>	L <sub>Raiz</sub>	L <sub>V Raiz</sub>
FTSW									
1,00	7,8 a	10,0 ab	0,16 a	44 a	91 a	23 a	60 a	85 c	1,16 ab
0,92	7,3 a	10,7 ab	0,17 a	48 a	91 a	24 a	63 a	100 b	1,26 a
0,67	7,3 a	10,9 a	0,14 b	43 ab	76 ab	21 ab	65 a	123 a	1,05 abc
0,42	6,3 a	8,8 b	0,12 bc	37 b	65 ab	18 bc	64 a	123 a	0,90 abc
0,21	2,6 b	3,8 c	0,10 cd	29 c	50 c	14 cd	38 b	125 a	0,74 c
0,00	2,0 b	2,4 c	0,09 d	23 c	53 c	12 d	22 c	115 a	0,82 bc
<i>Valor de p</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,005</i>
Variedad									
Chardonnay	6,4 a	10,9 a	0,13 ab	35 bc	76	25 a	49	110	1,01
Syrah	4,1 c	7,1 bc	0,14 ab	35 bc	80	15 c	49	115	0,85
Malbec	6,0 ab	6,2 c	0,12 bc	30 c	65	19 b	49	113	1,06
Cereza	6,5 a	8,7 b	0,11 c	38 b	60	13 c	58	115	0,99
Grenache	4,7 bc	5,9 c	0,15 a	47 a	75	21 b	54	106	1,03
<i>Valor de p</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,007</i>	<i>0,000</i>	<i>0,084</i>	<i>0,000</i>	<i>0,535</i>	<i>0,598</i>	<i>0,541</i>
FTSW x Var.									
<i>Valor de p</i>	<i>0,134</i>	<i>0,038</i>	<i>0,799</i>	<i>0,080</i>	<i>0,766</i>	<i>0,407</i>	<i>0,047</i>	<i>0,357</i>	<i>0,804</i>

\* E: tasa de transpiración a mediodía { $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ }; A<sub>Max</sub>: tasa de asimilación máxima { $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ }; LA: superficie foliar de la planta { $\text{m}^2$ }; C<sub>Aer</sub>: biomasa aérea *i.e.*, tallos mas hojas {g}; C<sub>Raiz</sub>: biomasa de raíz {g}; L<sub>Brote</sub>: longitud de tallos {cm}; Fit: fitómeros; L<sub>Raiz</sub>: profundidad de la raíz {cm}; L<sub>V Raiz</sub>: densidad de raíces { $\text{cm cm}^{-3}$ }. Los valores de las variables para cada FTSW corresponden a las medias de las cinco variedades. Los valores de las variables para cada variedad corresponden a las medias de todos los niveles de FTSW.

Tabla 6.2.2: Dimensiones de células foliares en cinco variedades de vid cultivadas a seis niveles de fracción de agua edáfica transpirable (FTSW; letras iguales indican que no existieron diferencias en la prueba de Tukey;  $p \leq 0,05$ ).

*	$W_{Cell}$	$N_{Cell}$	ED	SD	SI (%)
FTSW					
1,00	18,8 ab	4,56E8	2739 c	241 cd	9,1
0,92	19,0 a	4,65E8	2763 c	214 d	8,0
0,67	17,6 c	4,47E8	3214 bc	257 bc	8,5
0,42	17,7 bc	4,00E8	3422 b	257 bc	8,2
0,21	17,1 cd	3,72E8	3670 b	281 ab	8,3
0,00	16,0 d	4,07E8	4326 a	301 a	7,3
<i>Valor de p</i>	<i>0,000</i>	<i>0,389</i>	<i>0,000</i>	<i>0,002</i>	<i>0,140</i>
Variedad					
Chardonnay	16,3 c	4,97E8 ab	3813 ab	299 a	8,1 b
Syrah	15,8 c	5,64E8 a	4296 a	250 b	6,0 c
Malbec	16,7 c	4,48E8 bc	3749 b	244 b	6,7 cb
Cereza	20,9 a	2,46E8 d	2347 c	252 b	10,8 a
Grenache	19 b	3,71E8 c	2575 c	247 b	9,7 a
<i>Valor de p</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,000</i>	<i>0,023</i>	<i>0,000</i>
FTSW x Var.					
<i>Valor de p</i>	<i>0,269</i>	<i>0,938</i>	<i>0,7907</i>	<i>0,061</i>	<i>0,111</i>

\*  $W_{Cell}$ : ancho de las células epiteliales de las hojas { $\mu\text{m}$ };  $N_{Cell}$ : células epidérmicas foliares por planta (cara abaxial); ED: densidad de células epidérmicas {células  $\text{mm}^{-2}$ }; SD: densidad estomática {estomas  $\text{mm}^{-2}$ }; SI: índice estomático {%}.

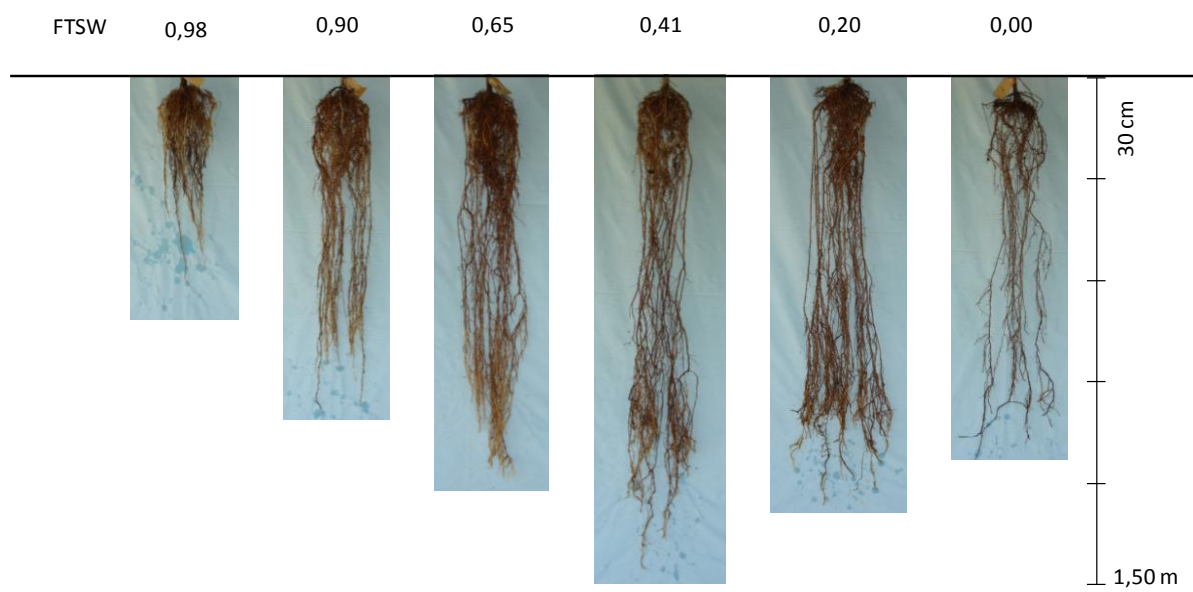


Figura 6.2.1: Desarrollo radical alcanzado por la vid Chardonnay, bajo distintos niveles de fracción de agua edáfica transpirable (FTSW).

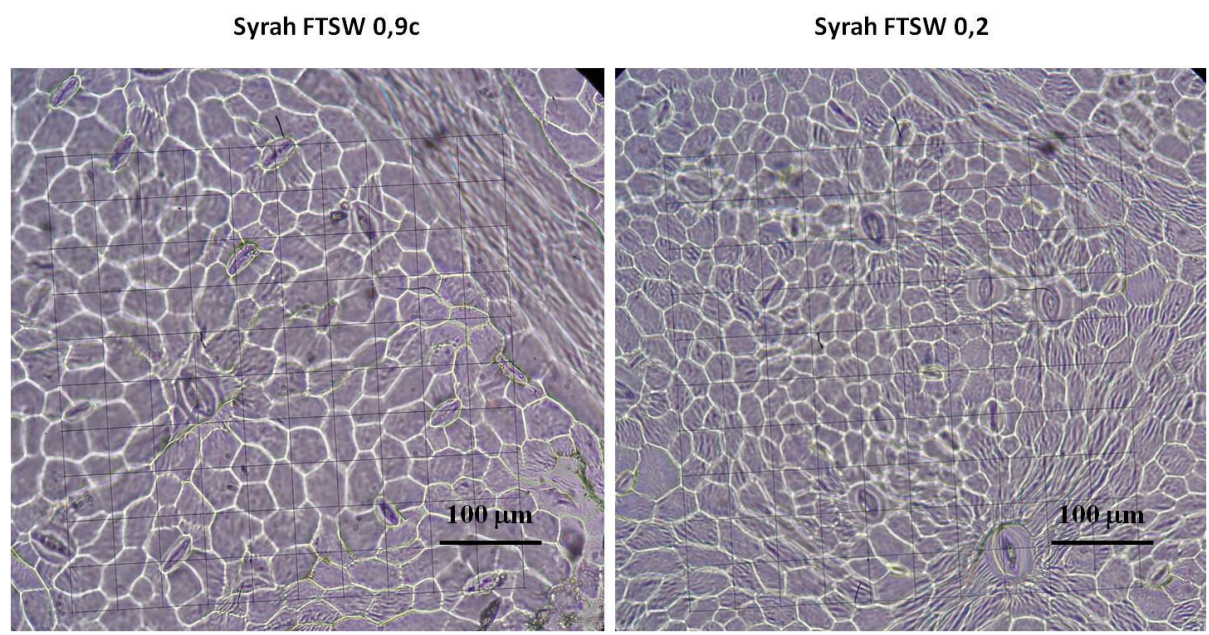


Figura 6.2.2: Microfotografías de improntas de epidermis foliar de vid variedad Syrah, creciendo en dos niveles de fracción de agua edáfica transpirable (FTSW).

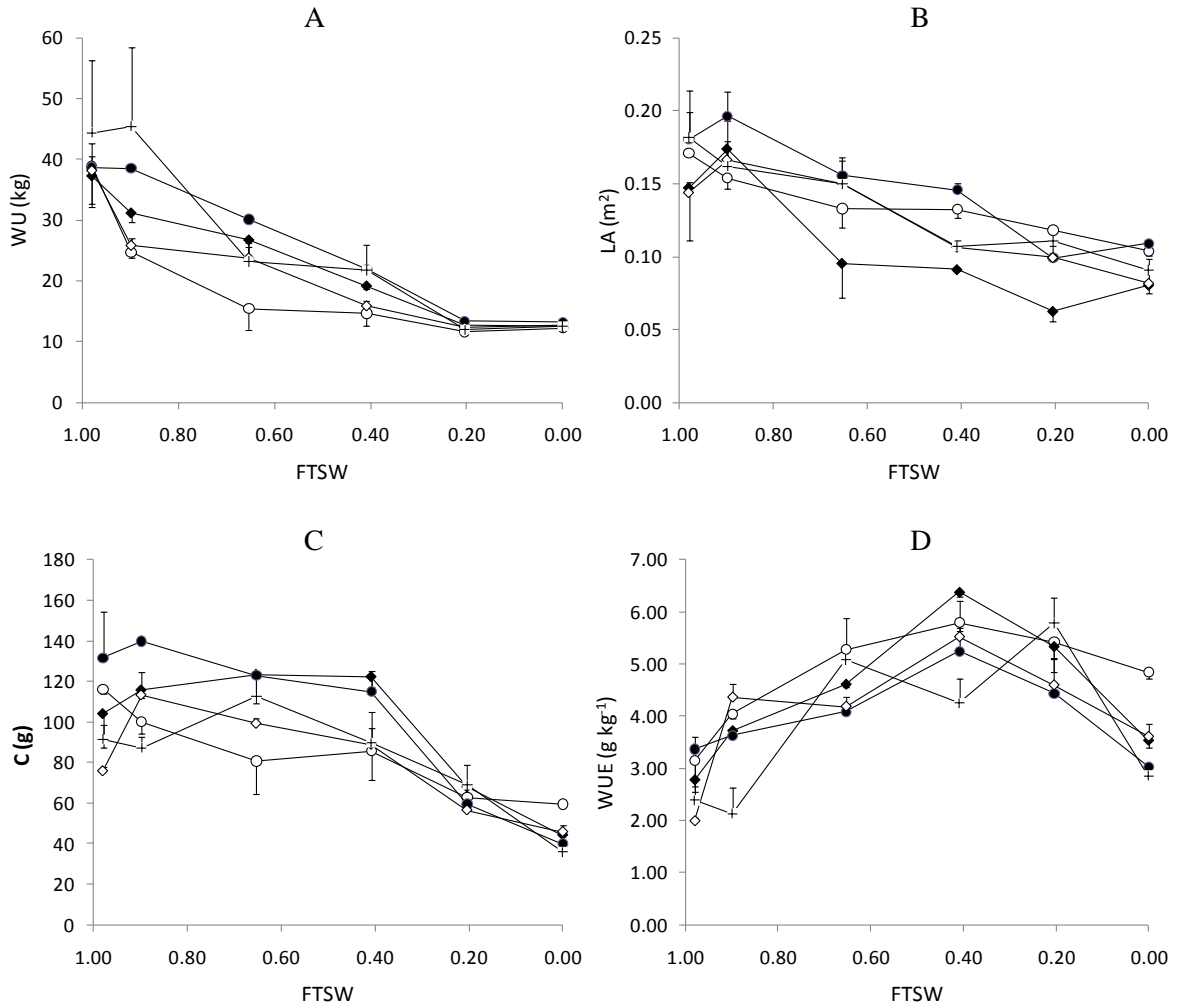


Figura 6.2.3: Uso de agua (WU), superficie foliar (LA), producción de biomasa total (C), y eficiencia de uso del agua (WUE), en las variedades de vid Grenache (●), Cereza (◆), Chardonnay (+), Malbec (◇) y Syrah (○), a medida que el suelo se seca y disminuye la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW; las barras representan los errores estándar).

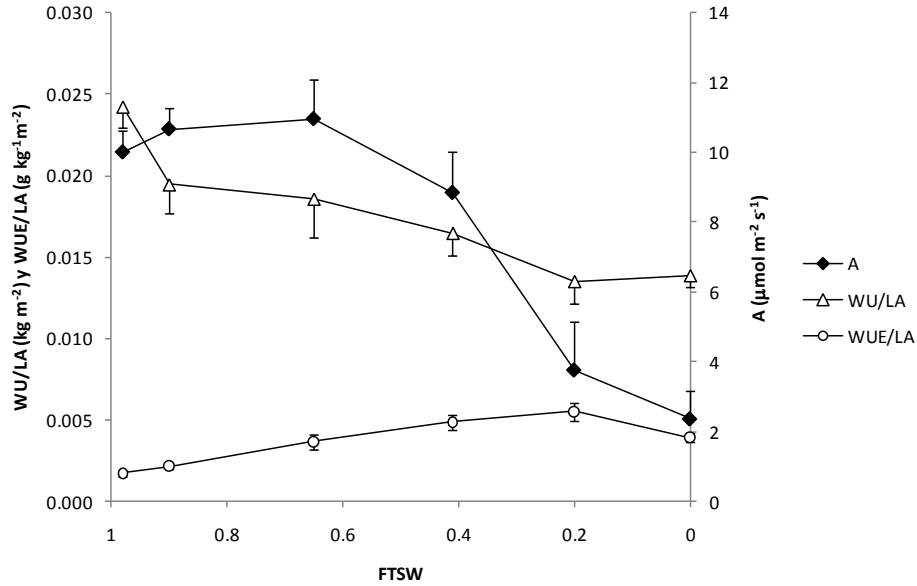


Figura 6.2.4: Uso de agua (WU/LA) y eficiencia de uso de agua estandarizados por el área foliar (WUE/LA), comparados con la tasa de fotosíntesis neta máxima (A) en cinco variedades de vid consideradas en conjunto a medida que el suelo se seca y disminuye la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW; las barras representan los errores estándar).

En todas las variedades se observó que la canopia –hojas + tallos– fue más sensible a la disminución del agua edáfica, en lo referente a la acumulación de biomasa, que las raíces (figura 6.2.5 A). Y, mientras la  $C_{\text{Raiz}}$  se mantuvo prácticamente constante entre FTSW 1 y 0,4, para luego disminuir hasta un 64% al llegar a FTSW 0; la  $C_{\text{Aer}}$  comenzó a disminuir apenas FTSW disminuyó por debajo de 0,9 y lo hizo paulatinamente hasta acumular una disminución de alrededor del 55% al llegar a FTSW 0.

Además, en todas las variedades la superficie foliar específica (SLA) –medida como la relación entre la superficie de las hojas y su masa– disminuyó a medida que el suelo se secó entre FTSW 1 y 0,6 –pasando de 115 a 85  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ –; se mantuvo constante entre FTSW 0,6 y 0,2; y aumentó entre FTSW 0,2 y 0 –hasta alcanzar alrededor de 98  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$  (figura 6.2.5 B). Si bien las variaciones de SLA vs. FTSW fueron suaves su significancia estadística se verificó mediante un ajuste de regresión cuadrática resultando una  $p = 0,018$  para el modelo y una  $p = 0,016$  para el estimado cuadrático. Este patrón de variación es compatible con una mayor

influencia de la expansión celular –y por lo tanto de la  $\Psi_p$ –, por sobre la masa foliar, para definir LA, a FTSW que van entre 1 y 0,6; una influencia compartida de la expansión celular y de masa foliar –y por lo tanto de  $\Psi_p$  y de  $A$ –, para definir LA, a FTSW que van entre 1 y 0,2; y una mayor influencia de la masa foliar –y por lo tanto de la  $A$ –, para definir LA, a FTSW que van entre 0,2 y 0. Una estrategia generalmente utilizada por las especies leñosas como mecanismo de aclimatación a la sequía es cambiar su SLA. Al aumentar el mismo, incrementan de manera relativa el volumen de hoja con respecto a la superficie transpirante, incrementando así el volumen ocupado por tejido fotosintético. Así, este cambio no estaría producido, en términos generales, como un cambio producido por un déficit de carbono, sino como una manera de incrementar su  $k_L$ .

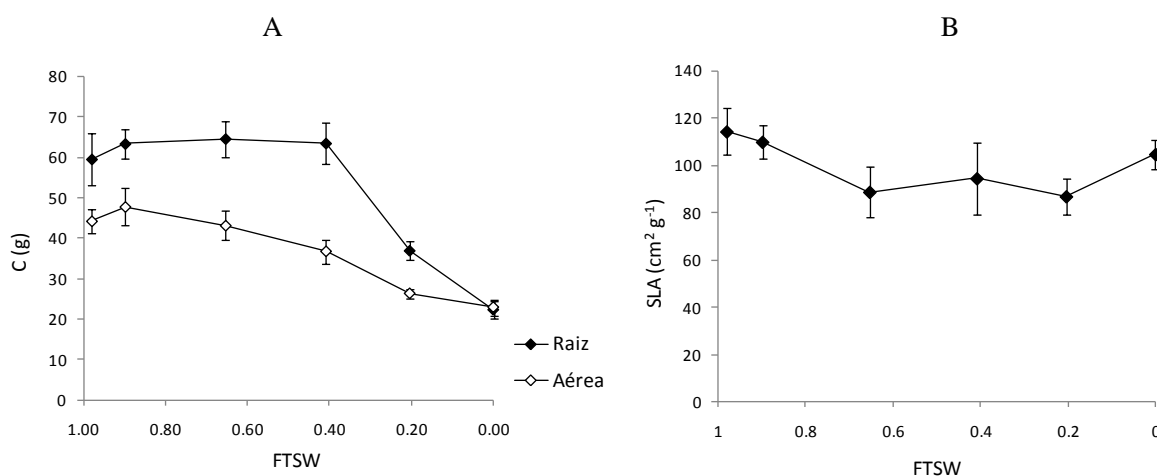


Figura 6.2.5: A: Producción de biomasa aérea y radical (C); y B: Superficie foliar específica (SLA), en cinco variedades de vid, a medida que el suelo se seca y disminuye la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW; las barras representan los errores estándar)).

Tomando todas las variedades en conjunto, se pudo comprobar que  $A_{max}$  dependió de  $g_s$  según la ecuación:  $A_{max} = 3,9833 \cdot \ln(g_s) - 12,107$  (ec. 6.2.1;  $R^2$  0,86;  $p < 0,05$ ; figura 6.2.6).

También se comprobó que las funciones  $A_{max} = f(g_s)$  no difirieron entre variedades, ni en su pendiente, ni en su ordenada al origen ( $p < 0,05$ ), por lo que puede considerarse que la relación entre  $A_{max}$  y  $g_s$  no es genotipo dependiente.



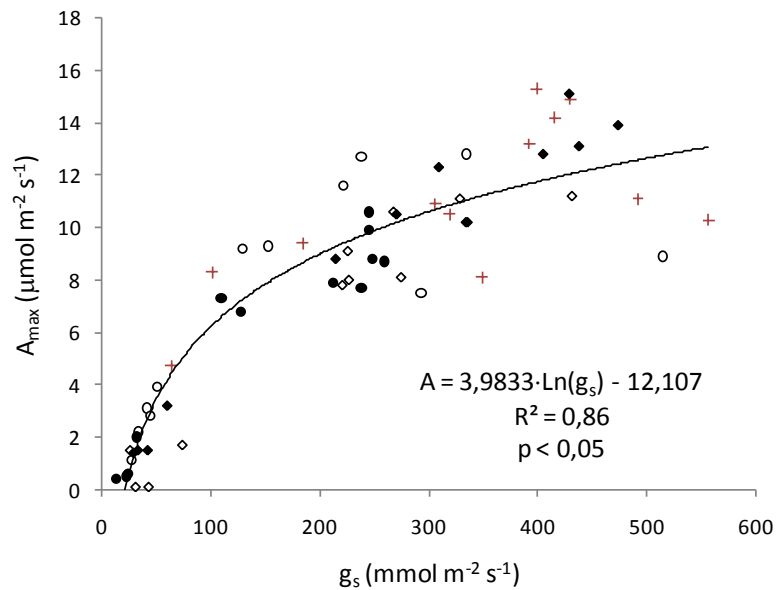


Figura 6.2.6: Relaciones entre fotosíntesis neta máxima ( $A_{\max}$ ) y conductancia estomática ( $g_s$ ), en las variedades de vid Grenache (●), Cereza (◆), Chardonnay (+), Malbec (◇) and Syrah (○), creciendo bajo fracciones de agua edáfica transpirable (FTSW) entre 1 y 0 (la regresión corresponde a todas las variedades en conjunto).

Por último se pudo comprobar que en todas las variedades, el LA dependió de  $\Psi_p$  y de  $A_{\max}$  con un  $R^2 > 0,70$ ; y que la C acumulada dependió de  $A_{\text{Planta}}$ , con un  $R^2 > 0,67$  (tabla 6.2.2).

Tabla 6.2.3: Ecuaciones de regresión del área foliar (LA) vs. turgencia ( $\Psi_p$ ); y tasa de fotosíntesis máxima ( $A_{max}$ ); y de biomasa acumulada (C) vs. tasa de fotosíntesis de la planta entera ( $A_{planta}$ ), en variedades de vid creciendo bajo fracciones de agua edáfica transpirable (FTSW) entre 1 y 0.

Variedad	LA vs. $\Psi_p$ ; $A_{max}$	R <sup>2</sup>
Chardonnay	$0,07925 + 0,01686 \cdot \Psi_p + 0,01565 \cdot A_{max}^2$	0,70
Syrah	$0,07711 + 0,08282 \cdot \Psi_p + 0,003086 \cdot A_{max}^2$	0,73
Malbec	$0,09282 + 0,00008981 \cdot \Psi_p + 0,002442 \cdot A_{max}^2$	0,75
Cereza	$0,02823 + 0,06153 \cdot \Psi_p + 0,02033 \cdot A_{max}^2$	0,85
Grenache	$0,1057 + 0,002349 \cdot \Psi_p + 0,0285 \cdot A_{max}^2$	0,83
C vs. $A_{planta}$		
Chardonnay	$-27,7 \cdot A_{planta}^2 + 111,52 \cdot A_{planta} + 13,348$	0,67
Syrah	$-19,426 \cdot A_{planta}^2 + 71,801 \cdot A_{planta} + 42,68$	0,86
Malbec	$-14,167 \cdot A_{planta}^2 + 51,529 \cdot A_{planta} + 52,43$	0,68
Cereza	$-30,809 \cdot A_{planta}^2 + 101,19 \cdot A_{planta} + 45,335$	0,85
Grenache	$-15,205 \cdot A_{planta}^2 + 80,109 \cdot A_{planta} + 44,13$	0,85

### 6.2.2 Efectos del déficit hídrico, sobre el crecimiento y el gasto de agua de las plantas, simulados con el modelo:

A partir de las regresiones obtenidas experimentalmente para  $A = f(g_s)$  –ec. 6.2.1–,  $LA = f(\Psi_p; A_{max})$ , y  $C = f(A_{planta})$  –tabla 6.2.3–, se pudieron realizar simulaciones con el modelo propuesto en la introducción de este capítulo 6, que extiende el modelo de hidratación y turgencia foliar a la planta entera. Estas simulaciones se realizaron sobre las variedades “más evitadora”, Grenache y sobre la “menos evitadora”, Syrah tomando como partida las simulaciones realizadas en estas variedades en el capítulo 5. En estas simulaciones se había predicho RSWC y  $\Psi_p$ , a partir de las condiciones ambientales establecidas –en especial tomando en cuenta la variación de FTSW entre 1 y 0– y los valores de  $g_s$ ,  $k_L$ ,  $\Psi_{\Pi 100}$  y  $\varepsilon$  esperables (ver Resultados en el capítulo 5). Además en el capítulo 5 se había parametrizado experimentalmente el decaimiento de  $g_s$  en función de la disminución de FTSW, lo que sirvió para calcular  $A_{max}$ . Por lo tanto con  $g_s = f(FTSW)$  parametrizado experimentalmente y

$\Psi_p = f(FTSW; k_L; g_s; \Psi_{\Pi 100}; \varepsilon)$  predichos por el modelo desarrollado en el capítulo 4, más la ec. 3.1.9 que sirvió para calcular la tasa de transpiración máxima; las ecuaciones de la tabla 6.2.3, para calcular LA, y la ec. 6.2.1 para calcular  $A_{max}$ , se pudo predecir la producción de biomasa (C), el gasto de agua estacional (WU) y la eficiencia de uso del agua para producir biomasa (WUE), para cada una de las dos variedades. Estas simulaciones se presentan en las figuras 6.2.7 y 6.2.8. En ellas destaca el mejor desempeño de la variedad “más evitadora” Grenache en cuanto a mantener una mayor  $\Psi_p$ ,  $A_{max}$ , LA y C en condiciones de déficit leve a moderado, comparado con Syrah. En esta simulación y en Grenache sobre todo, las variables de respuesta E,  $A_{max}$ , C,  $E_{planta}$   $A_{planta}$  y WU parecían estar muy relacionadas con  $g_s$ , disminuyendo agudamente por debajo de FTSW de 0,5, en forma similar a como lo hacía  $g_s$ . El LA de Grenache, en cambio, se relacionó más con  $\Psi_p$  y disminuyó agudamente recién por debajo de FTSW de 0,6.

El mantenimiento de un LA más alto en la variedad “más evitadora” Grenache que en la menos evitadora “Syrah” tuvo como desventaja una mayor transpiración de la planta entera –debido sobre todo a la mayor LA– y un consiguiente mayor WU. De todas maneras en Grenache el WU a FTSW 0,4, cuando aún no había signos de estrés severo, fue un 28% menor que a capacidad de campo, lo que demuestra que en esta variedad es posible mantener altas producciones y ahorrar agua. Todos estos resultados son equiparables con los obtenidos experimentales y significan una prueba favorable de la plausibilidad del modelo de hidratación foliar desarrollado en la tesis.

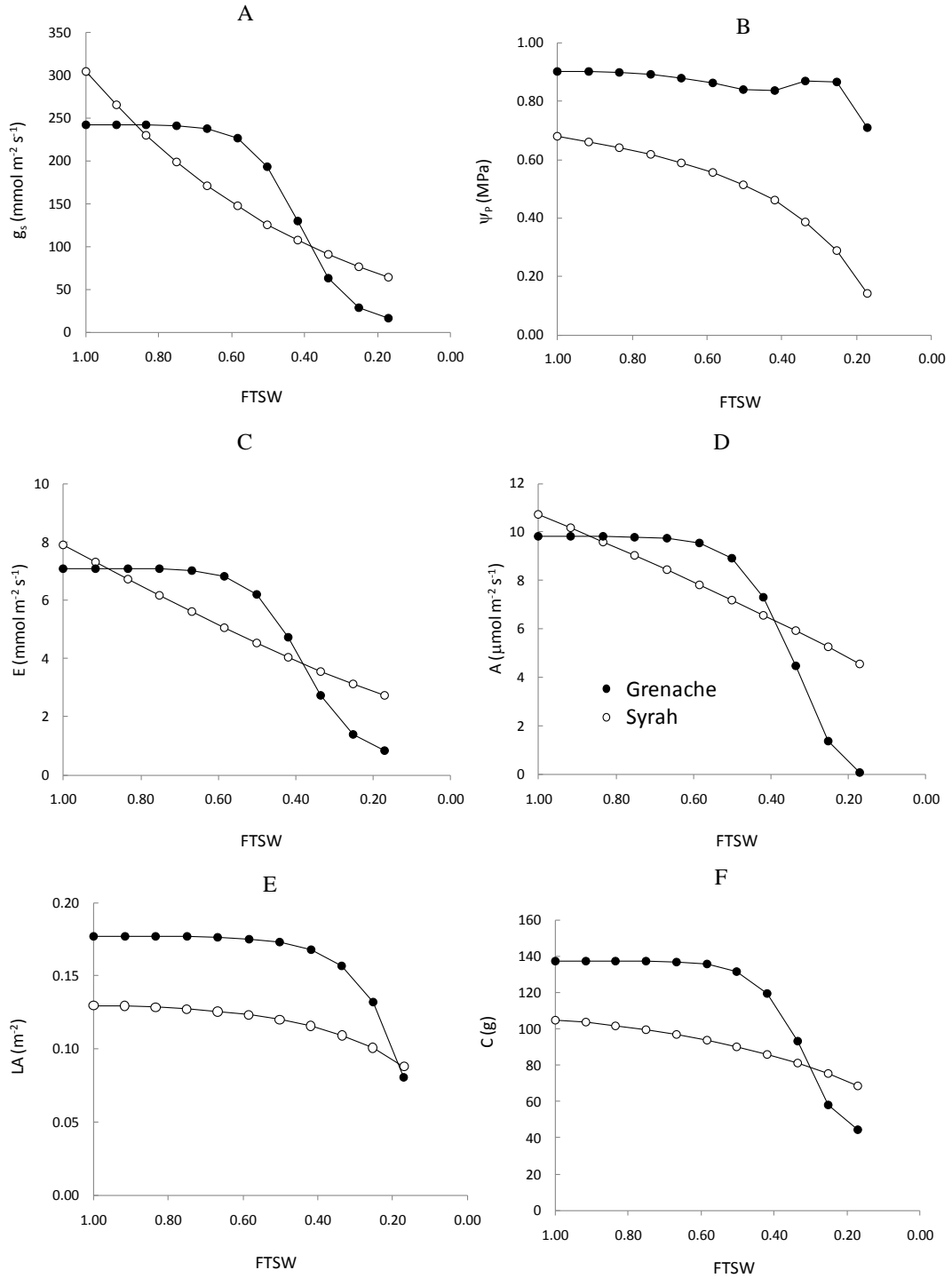


Figura 6.2.7: Evoluciones simuladas de conductancia estomática (A;  $g_s$ ), turgencia (B;  $\Psi_p$ ), transpiración (C; E), tasa de fotosíntesis máxima (D; A), superficie foliar (E; LA) y producción de biomasa (F; C), en las variedades de vid Grenache (●) “muy evitadora”, y Syrah (○) “poco evitadora”, a medida que el suelo se seca y cae la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW).

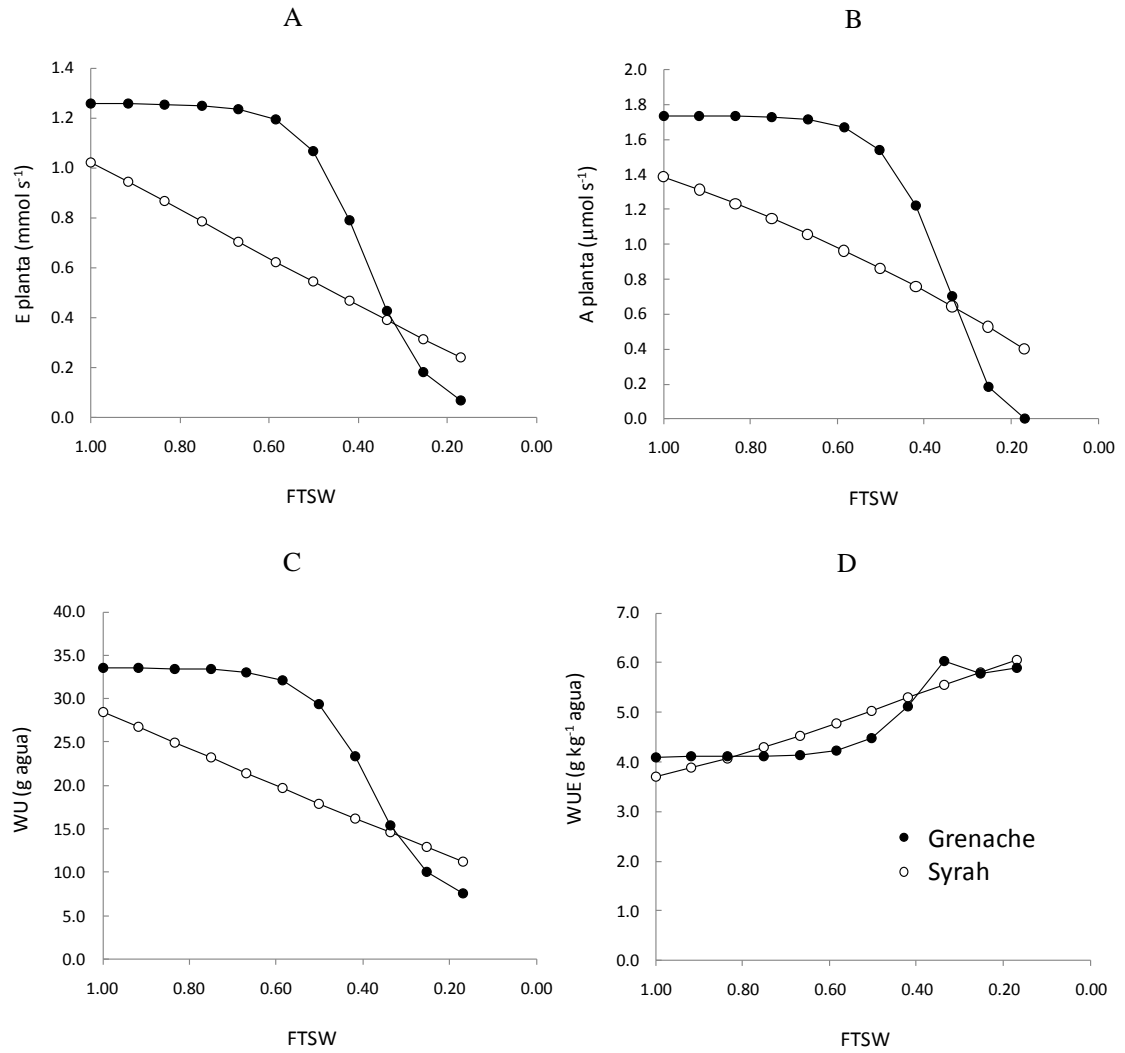


Figura 6.2.8: Evoluciones simuladas de transpiración de la planta entera (A;  $E_{\text{planta}}$ ), tasa de fotosíntesis máxima de la planta entera (B;  $A_{\text{planta}}$ ), uso estacional de agua (C; WU), y eficiencia de uso del agua para producir biomasa (D; WUE), en las variedades de vid Grenache (●) “muy evitadora”, y Syrah (○) “poco evitadora”, a medida que el suelo se seca y cae la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW).

### 6.2.3 Propuesta de dos índices empíricos para calificar el poder de evitación del estrés hídrico en variedades de vid

Como aporte final, conociendo que las variables más importantes para explicar el grado de evitación del estrés hídrico eran  $k_L$ ,  $g_s$ ,  $B_{gs}$ ,  $\Psi_{\Pi 100}$ , y  $\varepsilon$ , y la forma cómo funcionan manteniendo la hidratación y turgencia de las plantas, y asegurando la producción de biomasa bajo condiciones de déficit hídrico, se propuso utilizarlas para construir algún índice empírico que pudiera servir para catalogar el poder de evitación del estrés hídrico en variedades de vid. A estas variables se agregó además el índice estomático (SI), que como vimos, parece tener una vinculación estrecha con la ventaja mecánica de la epidermis foliar (M) y por lo tanto con el mecanismo estomático.

El primer enfoque fue construir un índice que pudiera predecir la turgencia foliar de la planta ( $\Psi_p$ ). Para ello se utilizaron las variables evitadoras propiamente dichas –i.e.,  $k_L$ ,  $g_s$ ,  $\Psi_{\Pi 100}$ –, sumando la relación  $g_s/k_L$ , como una aproximación de  $B_{gs}$  –ya que ésta es una variable grupal y no se puede obtener para casos individuales– y con estas variables. El índice se generó como una función predictiva por el método de regresión lineal múltiple “paso a paso, hacia adelante”, que es un método poderoso para seleccionar variables de peso. Como resultado de esta regresión se pudo demostrar que  $\Psi_p$  podía ser predicha por  $k_L$ ,  $\Psi_{\Pi 100}$  y  $g_s/k_L$ , variables que no están correlacionadas entre sí, con una confianza del 85%. Y, lo que es importante, esta predicción no requería ninguna variable atmosférica, ni edáfica, sino sólo variables de la planta.

$$\Psi_p = 0,04483 \cdot k_L - 0,82078 \cdot \Psi_{\Pi 100} - 0,004060 \cdot g_s/k_L - 0,6915 \quad (6.2.2; R^2 0,85)$$

La selección de estas variables por el programa confirmó empíricamente las principales predicciones establecidas por el modelo teórico desarrollado en la tesis.

La contribución de cada variable al  $R^2$  total fue:  $k_L$  56%,  $\Psi_{\Pi 100}$  42% y  $g_s/k_L$  2%.

El índice empírico de la ec. 6.2.2, podría usarse para catalogar variedades. Los genotipos que tuvieran mayores  $\Psi_p$  predichos, al crecer en condiciones similares de déficit hídrico, serían los más promisorios como evitadores del estrés hídrico.

El segundo enfoque fue construir un índice utilizando el conocimiento alcanzado, empíricamente y por el modelo, en cuanto a cuáles variedades podían considerarse como “muy evitadoras” –i.e., Grenache y Cereza– y cuáles “poco evitadoras” del estrés hídrico –i.e., Syrah, Malbec y Chardonnay. Esto permitió etiquetar con estas clases a todos los casos observados en el ensayo estacional y someter toda la masa de datos al análisis discriminante. El objetivo fue elegir como función discriminante la mejor combinación lineal entre las variables de la planta relacionadas con la evitación –i.e.,  $k_L$ ,  $g_s$ ,  $B_{gs}$ ,  $\Psi_{\Pi 100}$ ,  $\varepsilon$ , y  $SI$ –, capaz de separar entre plantas muy y poco evitadoras, estuvieran estas plantas viviendo o no en una situación de déficit hídrico. La función discriminante fue obtenida por selección de variables por el método “paso a paso, hacia adelante” y se denominó “Índice de evitación del estrés hídrico” (IE). En el análisis el programa estadístico seleccionó como variables discriminantes a  $g_s/k_L$ ,  $\Psi_{\Pi 100}$  y  $SI$ , variables no correlacionadas entre sí y que dentro del ensayo no estaban influenciadas por el déficit hídrico, y obtuvo una correlación canónica de 0,8. El índice IE quedó formado como indica la ec. 6.2.3.

$$IE = + 49,781 \cdot SI - 0,0996 \cdot g_s/k_L - 2,254 \cdot \Psi_{\Pi 100} + 49,7818 \quad (6.2.3)$$

El peso relativo de estas variables cuando discriminaban casos usando el índice IE, pudo ser analizado por los coeficientes estandarizados de la función discriminante, los cuales resultaron de 43% para  $SI$ , 36% para  $g_s/k_L$ , y 21% para  $\Psi_{\Pi 100}$ .

El índice IE adoptó un valor de 0 o mayor cuando la variedad era más evitadora de manera que:

$IE \geq 0$ : variedad “evitadora del estrés hídrico”

$IE < 0$ : variedad “sensible al estrés hídrico”

El índice IE pudo discriminar correctamente el 89,6% de los casos que se analizaron y, lo importante es que fue independiente de la FTSW ( $R^2$  -0,045). Este último aspecto, no obstante, debe relativizarse pues las distintas variedades alcanzaron los mismos niveles de FTSW (i.e., entre 1 y 0).

Las variedades estudiadas quedaron ordenadas en cuanto a su IE con las más evitadoras Cereza y Grenache en el extremo superior, con valores de 1,56 y 1,54, respectivamente;

seguidas por la poco evitadoras, Malbec con -0,70 y Chardonnay con -0,83; y por en último lugar se ubicó, la menos evitadora Syrah con un -1,57.

El uso de este índice permitiría también catalogar genotipos, mediante la medición de unas pocas variables, y sin la necesidad de mantener costosos ensayos de riego. De todas maneras, el índice debería usarse con ciertos recaudos, como por ejemplo tomar sus valores como meramente comparativos, usar siempre un par de variedades testigo (una resistente y otra sensible) y compararlas en situaciones ambientales y específicamente de déficit hídrico, equiparables.

### 6.3 Discusión

La extensión del modelo a la planta entera que se intentó en el capítulo final de la tesis, debe considerarse como una herramienta de comprensión de los fenómenos relacionados con el WU y la WUE, y como el esbozo de un programa a futuro. Esto es porque, a diferencia del modelo de regulación hídrica foliar que se desarrolló en el capítulo 4, que es enteramente mecanístico, éste del capítulo 6 contiene una ecuación que es empírica –*i.e.*,  $LA = f(\Psi_p; A)$  y que debe ser justificada. El esfuerzo realizado puede servir de todas maneras para reflexionar sobre los alcances y las limitaciones del modelo de regulación hídrica, propuesto en la tesis, y puede ayudar a entender las diferencias varietales observadas en el trabajo experimental.

Con respecto a si la función  $LA = f(\Psi_p; A)$  es válida, debe tenerse en cuenta que el crecimiento de la superficie foliar es un fenómeno complejo que requiere que exista división y expansión de las células. La división celular se produce en determinados lugares, donde se asienta la actividad meristemática, e insume asimilados de carbono, por lo que depende de A sobre todo si se considera a escala estacional (Tardieu *et al.*, 1999). La expansión de las células, por otro lado, es una conjunción de fenómenos físicos y bioquímicos. Depende sobre todo de que exista un adecuado  $\Psi_p$ , pero también requiere de modificaciones de la pared celular, y además depende de A. Estas comienzan con una relajación de la trama de microfibrillas de celulosa de la pared celular que la hacen plástica; continúa con el corte de uniones químicas entre microfibrillas, procesos estos facilitados por la acción de enzimas del tipo expansinas, mediadas por hormonas como auxinas y giberelinas; y terminan con una recomposición de la pared celular, que requiere de asimilados de carbono para la síntesis de



celulosa (Schopfer, 2008; Schopfer, 2006; Proseus *et al.*, 1999). A una escala diaria la expansión celular depende de  $\Psi_p$ , pero es independiente de A. Esto se descubrió observando que, bajo estrés hídrico moderado, las hojas crecían menos que sin estrés, respondiendo a la disminución de  $\Psi_p$ , cuando A no se veía afectada (Tardieu *et al.*, 1999). Si bien muchos modelos biofísicos en la actualidad dan preeminencia a la expansión celular –y a  $\Psi_p$ – por sobre la división celular –y A– (Tardieu *et al.*, 1999; Fricke, 2002; Schopfer, 2006; Wei y Lintilhac, 2007), ambos procesos están íntimamente relacionados a nivel genético para definir la LA. Por ejemplo en *Arabidopsis thaliana* se ha encontrado que un mismo gen –el “Curly leaf gene”– controla tanto la división como la elongación celular durante la expansión foliar (Kim *et al.*, 1998). Esto ha sido reconocido por diversos modelos que simulan el comportamiento de las plantas, y que usan la dependencia  $LA = f(A)$  –e.g., CERES, EPIC, GOSSYM (Tardieu *et al.*, 1999).

Las observaciones realizadas sobre la variación de la superficie foliar específica –i.e., los  $\text{cm}^2$  de LA por g de biomasa acumulada– vs. FTSW en el ensayo 1, sugieren que, A y  $\Psi_p$  pueden tener un distinto peso en la formación de LA, según qué tan severo sea el déficit hídrico estacional. Así  $\Psi_p$  tiene una mayor influencia sobre LA cuando no hay déficit hídrico o cuando éste es moderado, y que en esas condiciones A es poco afectada por la FTSW. Por el contrario A aumenta su influencia sobre LA a medida que el déficit hídrico se hace más severo. Esta doble dependencia, variable en su peso según el déficit hídrico, es factible de ser detectada empíricamente mediante superficies de respuesta de tipo parabólicas, tal cual se realizó para las cinco variedades con niveles de determinación que resultan suficientemente elevados ( $r^2 > 0,7$ ) como para sostener estas hipótesis. Con respecto a la tasa de fotosíntesis máxima, cabe destacar que la función empírica obtenida a partir de las observaciones del ensayo 1,  $A_{max} = 3,9833 \cdot \ln(g_s) - 12,107$ , en forma indistinta para todas las variedades es similar a la observada en otros estudios (Lovisoló *et al.*, 2010).

Hecha esta salvedad, puede decirse que la extensión del modelo a la planta entera, aun conteniendo la función empírica  $LA = f(\Psi_p; A)$  propia de cada variedad, resultaría válida para explicar comportamientos frente a déficit hídrico. En este sentido, por lo observado en el ensayo 1, se puede afirmar que el déficit hídrico, sin importar el genotipo, causa siempre una disminución en los valores de casi todas las variables que tienen que ver con el crecimiento y

el desarrollo –*e.g.*,  $LA$ ,  $C$ ,  $W_{Cell}$ ,  $Fit$ ,  $L_{Brote}$ – con un patrón de decaimiento sigmoide a medida que disminuye FTSW, similar a los de las variables de las cuales dependen *i.e.*,  $k_L$ ,  $g_s$  y  $\Psi_p$ . Estos comportamientos observados, además de ser consistentes con lo predicho por el modelo, coinciden con lo observado por otros investigadores (Pellegrino *et al.*, 2006; Sadras y Milroy, 1995). Por otro lado, el comportamiento de las raíces es contrastante con el de la porción aérea de la planta, ya que su crecimiento en profundidad se ve estimulado por la disminución de la FTSW. A medida que se reduce la FTSW, las raíces se hacen notoriamente más profundas, intentando una mayor la captación de agua, aunque no pueden escapar a sufrir una disminución de su biomasa, similar a la que ocurre en los órganos aéreos. Este tipo de comportamiento es consistente con una distinta sensibilidad a las hormonas del estrés, como el ABA, por parte de los órganos aéreos y la raíz, similar al observado por diversos investigadores (Alsina *et al.*, 2011; Dry *et al.*, 2000; Araujo *et al.*, 1995; Liu *et al.*, 2006; Mingo *et al.*, 2004; Rodrigues *et al.*, 1995).

También se observó que la disminución del crecimiento de los órganos era, tanto más grave, cuanto menos evitadora resultaba la variedad –menor  $k_L$ , mayor  $B_{gs}$  o reducidos ajustes osmótico y elástico–, lo que también era consistente con lo que explica el modelo. Ejemplo de esto son las diferencias entre Grenache, muy evitadora, y Syrah, poco evitadora, que coincidieron mucho entre sus variables predichas y las observadas. En general, las variedades más evitadoras podían preservar mayores  $LA$  y  $C$  bajo déficit hídrico leve a moderado, pero esto conducía a un mayor  $WU$  y a una menor  $WUE$ , dado que  $E_{planta}$ , en estas condiciones, supera la de los genotipos poco evitadores. De todas maneras existe en estos genotipos mas evitadores una capacidad marcada para dar producciones abundantes con mucho menos  $WU$  y con más  $WUE$ , cuando se cultivan bajo déficit hídrico moderado, que cuando se cultivan sin déficit hídrico; en concordancia con lo observado por otros investigadores (Chaves *et al.*, 2007; De Souza *et al.*, 2005; Stoll *et al.*, 2000); y esto marca el tipo de genotipo a seleccionar para lugares donde falta el agua (Blum, 2005). También indica el tipo de genotipos aptos para ser receptores de transformaciones genéticas, tendientes por ejemplo a aumentar el ajuste osmótico en el citoplasma o la vacuola, para lograr plantas resistentes a sequía o salinidad (Apse y Blumwald, 2002).

Entre las distintas estrategias desplegadas por los genotipos estudiados, existe una, la de Chardonnay que resulta un tanto extraña. Esta variedad, si nos atenemos a los conceptos que se han ido desarrollando a lo largo de la tesis, es una variedad evitadora pues puede mantener altos niveles de RSWC y  $\Psi_p$  en condiciones que van desde no déficit a déficit hídrico moderado. Pero lo hace a través de una combinación de variables que implican un muy alto WU. Esto es así pues esta variedad está sobredimensionada hidráulicamente *–i.e.*, tiene alto  $k_L$ – y puede mantener muy altos  $g_s$ , sin que  $B_{gs}$  aumente demasiado. Esto la transforma en un genotipo que puede mantener alta turgencia pero que es intrínsecamente derrochador de agua. Obviamente este genotipo, del que deben existir muchos ejemplos en los distintos cultivos, no puede ser calificado como intrínsecamente resistente a sequía, por lo que en la catalogación de variedades realizada se lo ha incluido junto a Syrah y Malbec como no evitadoras. Las variedades Cereza y Grenache en cambio se encuadran desde todo punto de vista *–i.e.*, desde el punto de vista foliar como en el de la planta entera– como típicamente evitadoras del estrés hídrico, y más resistentes a sequía, dentro del estándar de la especie vid. Y, se ha probado a través de uno de los índices de sequía propuestos en la tesis, que las variables postuladas por el modelo como controladoras de la hidratación y turgencia  $–k_L, g_s, B_{gs}, \Psi_{\Pi 100}$  y  $\varepsilon$ – son suficientes para discriminar entre estos genotipos evitadores y sensibles al estrés hídrico. Con respecto a  $B_{gs}$ , las observaciones microscópicas realizadas sobre la dependencia genotípica del índice estomático (SI) lo hacen un candidato plausible como uno de los causantes de la ventaja mecánica de la epidermis (M); y a ser un factor influyente, a través de M en el valor de  $B_{gs}$ , lo que resulta consistente con lo indicado por la derivación  $\frac{\partial g_s}{\partial k_L}$  desarrollada en el capítulo 4. Las variedades más evitadoras, como Grenache, a pesar de tener más estomas en relación con la cantidad de células epidérmicas, podrían mantenerlos más cerrados, y ahorrar agua, debido a una influencia mecánica más directa de las células epidérmicas, y con menos posibilidades de que esta influencia mecánica se debilite por interacciones con otras células epidérmicas (Buckley, 2005). El poder del SI para discriminar entre variedades más y menos evitadoras se puso de manifiesto en su participación elegida por la selección de variables paso a paso para formar parte del segundo índice para catalogar variedades propuesto.

Por último, es interesante destacar que las respuestas generales de las plantas, a la disminución de la FTSW, brindan un marco teórico que permitiría racionalizar el riego, sin incurrir en

derroches, y evitar graves situaciones de estrés. En general más allá de las diferencias varietales, se pueden mantener niveles de FTSW cercanos a 0,4 sin desmedro de la asimilación de carbono, el crecimiento o la producción de biomasa, y con un WU menor. También cultivando con estos niveles de FTSW se eliminan las pérdidas posibles por evaporación del suelo o drenaje profundo –más allá de que éste sea necesario en determinados momentos para lixiviar sales.

Debemos recordar que la FTSW es una forma de medir la humedad del suelo, ya que está linealmente relacionado con ella, por lo que el uso propuesto de esta variable como una herramienta de riego remite inmediatamente al viejo concepto de “umbral de riego” que hace tres décadas atrás dominaba las recomendaciones empíricas de riego, pero sin contar con las explicaciones teóricas que lo avalaran.

# Conclusión

En la vid existe un sistema de regulación hídrica que mantiene la hidratación celular y la turgencia en niveles compatibles con la vida de la planta, bajo un amplio rango de condiciones ambientales. Este sistema regulatorio se formaliza por un modelo físico que explica el *status* hídrico de la planta. El modelo demuestra teóricamente que la hidratación y la turgencia foliares dependen de la oferta de agua edáfica, representada por la fracción de agua edáfica transpirable; y de la demanda evaporativa de la atmósfera, representada por la radiación absorbida, la temperatura del aire, la velocidad del viento y el déficit de presión de vapor de la atmósfera. El modelo indica que los mecanismos evitadores del estrés hídrico, representados por las variables evitadoras –*i.e.*, la conductancia hidráulica de la planta, la conductancia estomática, la elasticidad del tejido y el potencial osmótico a turgencia máxima– son todos necesarios para determinar la hidratación y la turgencia foliares. Las variables evitadores son genotipo dependientes, indicando que en la vid, la capacidad de evitar estrés hídrico tiene una base genética. El modelo y las evidencias experimentales indican que, en una escala estacional de tiempo, las variedades más evitadoras –e.g., Grenache y Cereza– mantienen una mayor conductancia hidráulica, una menor pendiente de la relación entre las conductancias estomática e hidráulica, y un mayor ajuste osmótico y rigidez de los tejidos; que las variedades menos evitadoras –e.g., Malbec y Syrah–. La menor pendiente de la relación entre las conductancias estomática e hidráulica, en las variedades más evitadoras, está asociada a que tienen una mayor cantidad de estomas, en relación con la cantidad de células epidérmicas. Los atributos de las variedades más evitadoras hacen que ellas, en situaciones de déficit hídrico moderado –*i.e.*, con una fracción de agua edáfica transpirable entre 0,6 y 0,4– tengan mayor superficie foliar y produzcan más biomasa, favoreciendo raíces profundas y densas, y ahorren agua. También existen otras variedades –eg. Chardonnay– que mantienen una alta hidratación y turgencia, pero lo hacen a expensas de un alto gasto de agua debido a que privilegian una alta conductancia hidráulica por sobre el ajuste estomático, por lo que no pueden considerarse en forma estricta como muy evitadoras.

El modelo demuestra que la conductancia hidráulica suelo-hoja depende de la fracción de agua edáfica transpirable, con un patrón de decaimiento sigmoide a medida que el suelo se seca. Por esto, todas las variables que dependen de la conductancia hidráulica suelo-hoja –i.e., la conductancia estomática, la transpiración, el contenido de agua simplástica, la turgencia, la fotosíntesis neta, la superficie foliar y la producción de biomasa– también dependen de la fracción de agua edáfica transpirable, con un patrón de decaimiento sigmoide, a medida que el suelo se seca, similar. Este patrón de decaimiento se debe, primero, a la particular relación de tipo logarítmico que existe entre el potencial hídrico edáfico y la fracción de agua edáfica transpirable; y entre la conductividad hidráulica del suelo y la fracción de agua edáfica transpirable; y segundo, a que los componentes de la conductancia hidráulica suelo hoja –i.e., la conductancia hidráulica suelo raíz y la conductancia hidráulica suelo hoja– se encuentran en serie en el circuito de flujo del agua del continuo suelo-planta-atmósfera.

# Bibliografía

- Abrams, M.D., y E.S. Menges (1992). “Leaf Ageing and Plateau Effects on Seasonal Pressure-Volume Relationships in Three Sclerophyllous Quercus Species in South-Eastern USA.” *Functional Ecology* 6 (3): 353-360.
- Acevedo, E., E. Fereres, T.C. Hsiao, y D.W. Henderson (1979). “Diurnal growth trends, water potential, and osmotic adjustment of maize and sorghum leaves in the field.” *Plant Physiology* 64 (3): 476 -480.
- Adeel, Z., U. Safriel, D. Niemeijer, y R. White (2005). “Ecosistemas y Bienestar Humano: Síntesis sobre desertificación. Evaluación de los Ecosistema del Milenio”. Washington, DC. ISBN 1-56973-590-5: 3-23.
- Aguirrezabal, L., S. Bouchier-Combaud, A. Radziejwoski, M. Dauzat, S.J. Cookson, y C. Granier (2006). “Plasticity to soil water deficit in Arabidopsis thaliana: dissection of leaf development into underlying growth dynamic and cellular variables reveals invisible phenotypes.” *Plant, Cell and Environment* 29 (12): 2216–2227.
- Agre, P. (1998). “Aquaporin null phenotypes: The importance of classical physiology.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95 (16): 9061 -9063.
- Allen, R.G., L.S. Pereira, D. Raes, y M. Smith (2006). “Evaporación del cultivo. Guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos.” Estudio FAO, Riego y Drenaje 56. FAO, Roma: 33-41.
- Alpert, P. y M.J. Oliver (2002). “Drying without dying.” En: “Desiccation and survival in plants. Drying without dying.” M. Black and H.W. Pritchard (Eds.). CABI Publishing, Wallingford, Oxon: 3–43.
- Alsina, M.M., F. de Herralde, X. Aranda, R. Savé, y C. Biel (2007). “Water relations and vulnerability to embolism are not related: experiments with eight grapevine cultivars” *Vitis* 46 (1): 1-6.

- Alsina, M.M., D.R. Smart, T. Bauerle, F. de Herralde, C. Biel, C. Stockert, C. Negron, y R. Save (2011). "Seasonal changes of whole root system conductance by a drought-tolerant grape root system." *Journal of Experimental Botany* 62 (1): 99 -109.
- Apse, M.P., y E. Blumwald (2002). "Engineering salt tolerance in plants". *Current Opinion in Biotechnology* 13 (2): 146-150.
- Araujo, F., L.E. Williams, y M.A. Matthews (1995). "A comparative study of young 'Thompson Seedless' grapevines (*Vitis vinifera* L.) under drip and furrow irrigation. II. Growth, water use efficiency and nitrogen partitioning." *Scientia Horticulturae* 60 (3): 251-265.
- Arndt, S.K., W. Wanek, S.C. Clifford, M. Popp (2000). "Contrasting adaptations to drought stress in field-grown *Ziziphus mauritiana* and *Prunus persica* trees: water relations, osmotic adjustment and carbon isotope composition." *Australian Journal of Plant Physiology* 27 (11): 985–996.
- Assmann, S.M., L. Simoncini, y J.I. Schroeder (1985). "Blue light activates electrogenic ion pumping in guard cell protoplasts of *Vicia faba*." *Nature* 318 (6043): 285 – 287.
- Assmann, S.M., y K. Shimazaki (1999). "The Multisensory Guard Cell. Stomatal Responses to Blue Light and Abscisic Acid." *Plant Physiology* 119 (3): 809-816.
- Baver, L.D., W.H. Gardner, y W.R. Gardner (1973). "Física de suelos." Editorial Hispanoamericana, México: 299-431.
- Bechtel, W. (2006). "Discovering Cell Mechanisms. The Creation of Modern Cell Biology". Cambridge University Press, NY, USA: 20-32.
- Bertamini, M., L. Zulini, K. Muthuchelian, y N. Nedunchezian (2006). "Effect of water deficit on photosynthetic and other physiological responses in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) plants." *Photosynthetica* 44 (1): 151-154.
- Blum, A. (2005). "Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential – are they compatible, dissonant, or mutually exclusive?" *Australian Journal of Agricultural Research* 56 (11): 1159-1168.



- Bohm, J. (1893). "Capillaritat und Saftsteigen". *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 11: 203-212
- Bohnert H.J., y R.G. Jensen (1996). "Strategies for engineering water-stress tolerance in plants". *Trends in Biotechnology* 14 (3): 89-97.
- Bolarin, M.C., M.T. Estañ, M. Caro, R. Romero-Aranda, y J. Cuartero (2001). "Relationship between tomato fruit growth and fruit osmotic potential under salinity." *Plant Science* 160 (6): 1153-1159.
- Bonnett, H.T. (1968). "The root endodermis: fine structure and function". *Journal of Cell Biology* 37 (1):199-205.
- Bota, J., H. Medrano, y J. Flexas (2004). "Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress?." *New Phytologist* 162 (3): 671-681.
- Boyce, C.K., M.A. Zwieniecki, G.D. Cody, C. Jacobsen, S. Wirick, A.H. Knoll, y N. M. Holbrook (2004). "Evolution of xylem lignification and hydrogel transport regulation". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101 (50) 17555-17558.
- Boyer, J.S. (1967). "Leaf Water Potentials Measured with a Pressure Chamber." *Plant Physiology* 42: 133-137
- Bray, E.A. (1997). "Plant responses to water deficit". *Trends in Plant Science* 2 (2): 48-54.
- Briggs, W.R., y J.M. Christie (2002). "Phototropins 1 and 2: versatile plant blue-light receptors." *Trends in Plant Science* 7 (5): 204-210.
- Brodersen, C.R., A.J. McElrone, B. Choat, M.A. Matthews, y K.A. Shackel (2010). "The dynamics of embolism repair in xylem: in vivo visualizations using high-resolution computed tomography." *Plant Physiology* 154 (3): 1088-1095.
- Buck, A.L. (1981). "New equations for computing vapor pressure and enhancement factor". *Journal of Applied Meteorology* 20 (12): 1527-1532.
- Buckley T.N. (2005). "The control of stomata by water balance." *New Phytologist* 168 (2): 275-92.

- Buckley T.N., K.A. Mott, y G.D. Farquhar (2003). "A hydromechanical and biochemical model of stomatal conductance." *Plant, Cell & Environment* 26 (10): 1767-1785.
- Bunge, M. (2002). "Epistemología." Siglo Veintiuno Editores. México D.F., México & Buenos Aires, Argentina: 97-108.
- Bussard, A.E. (2005). "A scientific revolution? The prion anomaly may challenge the central dogma of molecular biology". *EMBO Reports* 6 (8): 691-694.
- Campbell, G.S., y J.M. Norman (1998). "Environmental biophysics". Springer-Verlag, New York, second edition, ISBN 0-387-94937-2: 41 y 224-225.
- Canny, M.J. (1995). "A new theory for the ascent of sap – Cohesion supported by tissue pressure". *Annals of Botany* 75 (4): 343-357.
- Canny, M.J. (1997). "Vessel contents during transpiration: embolisms and refilling". *American Journal of Botany* 84 (9): 1223–1230.
- Canny, M.J. (1998). "Applications of the compensating pressure theory of water transport". *American Journal of Botany* 85 (7): 897–909.
- Castellarin, S., M. Matthews, G. Di Gaspero, y G. Gambetta (2007). "Water deficits accelerate ripening and induce changes in gene expression regulating flavonoid biosynthesis in grape berries." *Planta* 227 (1): 101-112.
- CGIAR (2003). "Applications of Molecular Biology and Genomics to Crop Tolerance and Abiotic Stresses: A Discussion Document". CGIAR : 57. Consulta en Internet en el sitio: <http://www.fao.org/wairdocs/tac/y5198e/y5198e02.htm>, agosto de 2010.
- Chaves, M. M., J. S. Pereira, J.P. Maroco, M. L. Rodrigues, C. P. P. Ricardo, M. L. Osório, I. Carvalho, T. Faria, y C. Pinheiro (2002). "How Plants Cope with Water Stress in the Field? Photosynthesis and Growth." *Annals of Botany* 89 (7): 907-916.
- Chaves, M.M., J.P. Maroco, y J.S. Pereira (2003) "Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant." *Functional Plant Biology* 30 (3):239–264.
- Chaves, M., T. Santos, C. Souza, M. Ortuño, y M. Rodrigues, C. Lopes, J. Maroco, y J. Pereira (2007). "Deficit irrigation in grapevine improves water-use efficiency while controlling vigour and production quality." *Annals of Applied Biology* 150 (2): 237-252.

- Chouzouri, A., y H.R. Schultz (2005). “Hydraulic anatomy, cavitation susceptibility and gas-exchange of several grapevine cultivars of different geographic origin.” *Acta Horticulturae (ISHS)* 689:325-332.
- Clapp, R.B., y G.M. Hornberger (1978). “Empirical equations for some soil hydraulic properties.” *Water Resources Research* 14 (4): 601-604.
- Clive, J. (2009). “Global Status of Commercialized Biotech/GM Crops”. *ISAAA Brief* 41. ISAAA: Ithaca, NY. ISBN: 978-1-892456-48-6.
- Cochard, H., P. Cruiziat, y M.T. Tyree (1992). “Use of Positive Pressures to Establish Vulnerability Curves: Further Support for the Air-Seeding Hypothesis and Implications for Pressure-Volume Analysis.” *Plant Physiology* 100 (1): 205-209.
- Cochard, H., C. Bodet, T. Ameglio, y P. Cruiziat (2000). “Cryo-scanning electron microscopy observations of vessel content during transpiration in walnut petioles. Facts or artifacts?” *Plant Physiology* 124 (3): 1191–1202.
- Cochard H., L. Coll, X. Le Roux y T. Améglio (2002). “Unraveling the Effects of Plant Hydraulics on Stomatal Closure during Water Stress in Walnut.” *Plant Physiology* 128 (1): 282-290.
- Cochard, H. (2006). “Cavitation in trees.” *C. R. Physique* 7: 1018-1026.
- Correia, M.J., M.M. Chaves, y J.S. Pereira (1990). “Afternoon Depression In Photosynthesis in Grapevine Leaves—Evidence for a High Light Stress Effect.” *Journal of Experimental Botany* 41 (4): 417-426.
- Cowan, I.R. (1972a). “An electrical analogue of evaporation from, and flow of water in plants.” *Planta* 106 (3): 221-226.
- Cowan, I.R. (1972b). “Oscillations in stomatal conductance and plant functioning associated with stomatal conductance: Observations and a model.” *Planta* 106 (3): 185-219.
- Cramer, G., A. Ergül, J. Grimplet, R. Tillett, E. Tattersall, M. Bohlman, D. Vincent, J. Sonderegger, J. Evans, C. Osborne, D. Quilici, K.A. Schlauch, D.A. Schooley, y J.C. Cushman (2007) . “Water and salinity stress in grapevines: early and late changes in

- transcript and metabolite profiles.” *Functional & Integrative Genomics* 7 (2) (2007): 111-134.
- Cramer, M.D., H.-J. Hawkins y G.A. Verboom (2009). “The importance of nutritional regulation of plant water flux.” *Oecologia* 161 (1): 15-24.
- Cruiziat, P., H. Cochard y T. Améglio (2002). “Hydraulic architecture of trees: main concepts and results.” *Annals of Forest Science* 59 (7): 723-752.
- Damour, G., T. Simonneau, H. Cochard, y L. Urban (2010). “An overview of models of stomatal conductance at the leaf level.” *Plant, Cell & Environment* 33 (9): 1419-1438.
- Darwin F. (1898) “Observations on stomata”. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 190: 531-621.
- Davies, W.J., y D.J.G. Gowing (1999). “Plant responses to small perturbations in soil water status. In: Physiological plant ecology.” Eds.: Press M.C., J.D. Scholes & M.G. Barker. British Ecological Society, Blackwell Science, Oxford: 67–89.
- Demmig-Adams, B., y W. W. Adams (2006). “Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation.” *New Phytologist* 172 (1): 11-21.
- DeMichele, D.W. y P.J.H. Sharpe (1973). “An analysis of the mechanics of guard cell motion”. *Journal of Theoretical Biology* 41 (1): 77-96.
- De Souza, C.R., J.P. Maroco, TP. Dos Santos, M.L. Rodrigues, C. Lopes, J.S. Pereira, y M.M. Chaves (2005). “Control of stomatal aperture and carbon uptake by deficit irrigation in two grapevine cultivars.” *Agriculture, Ecosystems & Environment* 106 (2): 261-274.
- Dichio, B., C. Xiloyannis, K. Angelopoulos, V. Nuzzo, S.A. Bufo, y G. Celano (2003). “Drought-induced variations of water relations parameters in *Olea europaea*.” *Plant and Soil* 257 (2): 381-389.
- Dixon, H.H., y Joly, J. (1895). “On the ascent of sap”. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 186: 563-576.

- Domec, J.-C., F.G. Scholz, S.J. Bucci, F.C. Meinzer, G. Goldstein, y R. Villalobos-Vega (2006). "Diurnal and seasonal variation in root xylem embolism in neotropical savanna woody species: impact on stomatal control of plant water status". *Plant, Cell & Environment* 29 (1): 26-35.
- Donovan, L.A., D.J. Grisé, J.B. West, R.A. Pappert, N.N. Alder y J.H. Richards (1999). "Predawn disequilibrium between plant and soil water potentials in two cold-desert shrubs" *Oecologia* 120 (2): 209-217.
- Dry, P.R., B.R. Loveys, y H. Düring (2000). "Partial drying of the rootzone of grape. II. Changes in the pattern of root development." *Vitis* 39 (1): 9-12.
- Düring, H., y B.R. Loveys (1982). "Diurnal changes in water relations and abscisic acid in field grown *Vitis vinifera* cvs. I. Leaf water potential components and leaf conductance under humid temperate and semiarid conditions." *Vitis* 21 (3): 223-232.
- Düring H., y B.R. Loveys (1996). "Stomatal patchiness of field-grown Sultana leaves: diurnal changes and light effects." *Vitis* 35 (1): 7-10.
- Edwards, D., H. Kerp, y H. Hass (1998). "Stomata in early land plants: an anatomical and ecophysiological approach". *Journal of Experimental Botany* 49 (Special Issue): 255-278.
- Escalona J. M., J. Flexas, y H. Medrano. (2000) "Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines." *Australian Journal of Plant Physiology* 27 (1): 87-87.
- Evenson, R. E., y D. Gollin (2003). "Assessing the Impact of the Green Revolution, 1960 to 2000". *Science* 300 (5620): 758-762.
- FAO (2004). "Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), FAOSTAT on-line statistical service (FAO, Rome)". Available online at: <http://apps.fao.org>. FAOstat. Estadísticas agrícolas mundiales. <http://faostat.fao.org>. Consulta agosto de 2010.
- FAO (2010a). "Foro de Expertos de alto nivel. La agricultura mundial en la perspectiva del año 2050. Roma 12-13 de octubre 2009". Consulta en internet en el sitio:

[http://www.fao.org/fileadmin/templates/wsfs/docs/Issues\\_papers/Issues\\_papers\\_SP/La\\_agricultura\\_mundial.pdf](http://www.fao.org/fileadmin/templates/wsfs/docs/Issues_papers/Issues_papers_SP/La_agricultura_mundial.pdf), agosto de 2010.

FAO (2010b). “Foro de Expertos de alto nivel. Desafíos en relación con la alimentación y la agricultura planteados por el cambio climático y la bioenergía. Roma 12-13 de octubre 2009”. Consulta en internet en el sitio:

[http://www.fao.org/fileadmin/templates/wsfs/docs/Issues\\_papers/Issues\\_papers\\_SP/cam\\_bio\\_clim%20C3%A1tico\\_y\\_la\\_bioenerg%C3%ADa.pdf](http://www.fao.org/fileadmin/templates/wsfs/docs/Issues_papers/Issues_papers_SP/cam_bio_clim%20C3%A1tico_y_la_bioenerg%C3%ADa.pdf), agosto de 2010.

Farquhar, G.D., e I.R. Cowan (1974). “Oscillations in Stomatal Conductance: The Influence of Environmental Gain.” *Plant Physiology* 54 (5): 769-772.

Farquhar, G.D., y T.D. Sharkey (1982). “Stomatal Conductance and Photosynthesis.” *Annual Review of Plant Physiology* 33, (1): 317-345.

Farquhar, G.D., S. von Caemmerer, y J.A. Berry (2001). “Models of Photosynthesis”. *Plant Physiology* 125 (1): 42-45.

Fiscus, E.L. (1977). “Determination of Hydraulic and Osmotic Properties of Soybean Root Systems”. *Plant Physiology* 59(6): 1013–1020.

Flexas, J., J.-M. Briantais, Z. Cerovic, H. Medrano, e I. Moya (2000). “Steady-State and Maximum Chlorophyll Fluorescence Responses to Water Stress in Grapevine Leaves: A New Remote Sensing System.” *Remote Sensing of Environment* 73 (3): 283-297.

Folkow, B. (1994). “Increasing Importance of Integrative Physiology in the Era of Molecular Biology.” *Physiology* 9 (2): 93 -95.

Franks, P.J. (2004). “Stomatal control and hydraulic conductance, with special reference to tall trees.” *Tree Physiology* 24 (8): 865 -878.

Franks, P.J., I.R. Cowan, S.D. Tyerman, A.L. Cleary, J. Lloyd, y G.D. Farquhar (1995). “Guard cell pressure/aperture characteristics measured with the pressure probe.” *Plant, Cell & Environment* 18 (7): 795-800.

Franks, P.J., I.R. Cowan, y G.D. Farquhar (1998). “A study of stomatal mechanics using the cell pressure probe.” *Plant, Cell & Environment* 21 (1): 94-100.

- Frensch, J., T.C. Hsiao, y E. Steudle (1996). "Water and solute transport along developing maize roots." *Planta* 198 (3): 348-355.
- Frensch, J., y E.-D. Schulze (1988). "The effect of humidity and light on cellular water relations and diffusion conductance of leaves of *Tradescantia virginiana* L.." *Planta* 173 (4): 554-562.
- Fricke, W. (2002) "Biophysical Limitation of Cell Elongation in Cereal Leaves." *Annals of Botany* 90 (2): 157 -167.
- Gardner, W.R., y C.F. Ehlig (1965). "Physical Aspects of the Internal Water Relations of Plant Leaves." *Plant Physiology* 40(4): 705–710.
- Godfray, H.C.J., J.R. Beddington, I.R. Crute, L. Haddad, D. Lawrence, J.F. Muir, J. Pretty, S. Robinson, S.M. Thomas, y C. Toulmin (2010). "Food Security: The Challenge of Feeding 9 Billion People". *Science* 327 (5967): 812-818.
- Goh, C.H., T. Kinoshita, T. Oku, y Ki. Shimazaki (1996). "Inhibition of Blue Light-Dependent H<sup>+</sup> Pumping by Abscisic Acid in Vicia Guard-Cell Protoplasts." *Plant Physiology* 111 (2): 433-440.
- Gollan, T., U. Schurr, y E.D. Schulze (1992). "Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*. I. The concentration of cations, anions, amino acids in, and pH of, the xylem sap." *Plant, Cell & Environment* 15 (5): 551-559.
- Hacke, U.G., y J.S. Sperry (2001). "Functional and ecological xylem anatomy." *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4 (2): 97-115.
- Hacke, U., V. Stiller, J. Sperry, J. Pitterman, y A. McCulloh (2001 a). "Cavitation fatigue. Embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem". *Plant Physiology* 125 (2), 779-786.
- Hacke, U.G., J.S. Sperry, W.T. Pockman, S.D. Davis y K.A. McCulloh (2001 b). "Trends in wood density and structure are linked to prevention"of xylem implosion by negative pressure." *Oecologia* 126: 457-461.

- Hazell, P., y S. Wood (2008). "Drivers of change in global agriculture". *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences* 363 (1491): 495-515.
- Hedfalk, K., S. Törnroth-Horsefield, M. Nyblom, U. Johanson, P. Kjellbom, y R. Neutze (2006). "Aquaporin gating." *Current Opinion in Structural Biology* 16 (4): 447-456.
- Hedrich, R., e I. Marten (1993). "Malate-induced feedback regulation of plasma membrane anion channels could provide CO<sub>2</sub> sensor to guard cells". *The EMBO Journal* 12 (3): 897-901.
- Hessini, K., J.P. Martínez, M. Gandour, A. Albouchi, A. Soltani, y C. Abdelly (2009). "Effect of water stress on growth, osmotic adjustment, cell wall elasticity and water-use efficiency in *Spartina alterniflora*." *Environmental and Experimental Botany* 67 (2): 312-319.
- Hsiao, T.C., P. Steduto, y E. Fereres (2007). "A systematic and quantitative approach to improve water use efficiency in agriculture." *Irrigation Science* 25 (3): 209-231.
- Hsiao, T.C., L. Heng, P. Steduto, B. Rojas-Lara, D. Raes, y E. Fereres (2009). "AquaCrop-- The FAO Crop Model to Simulate Yield Response to Water: III. Parameterization and Testing for Maize". *Agronomy Journal* 101 (3): 448-459.
- Hubbard, R.M., M.G. Ryan, V. Stiller, y J.S. Sperry (2001). "Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine." *Plant, Cell & Environment* 24 (1): 113-121.
- Hukin, D., H. Cochard, E. Dreyer, D. Le Thiec, y M. B. Bogeat-Triboulot (2005). "Cavitation vulnerability in roots and shoots: does *Populus euphratica* Oliv., a poplar from arid areas of Central Asia, differ from other poplar species?." *Journal of Experimental Botany* 56 (418): 2003 -2010.
- Hull, D.L. (1982). "Philosophy and biology". En: "Contemporary philosophy. A new survey. Vol.2 Philosophy of Science". G. Fløistad (Ed.). Martinus Nijhoff Publishers, The Hague/Boston/London: 281-316.
- IPCC (2007a). "Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on



- Climate Change (IPCC)". M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden and C.E. Hanson (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. Consulta en internet al sitio: <http://www.ipcc.ch>, 29 de Julio de 2010.
- IPCC (2007b). "Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)". Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 2007. Consulta en internet al sitio: <http://www.ipcc.ch>, 29 de Julio de 2010.
- Jackson, R.D., S.B. Idso, R.J. Reginato, P.J. Pinter (1981). "Canopy temperatura as a crop water stress indicator." *Water Resources Research* 17 (4): 1133-1138.
- Jensen, C.R. (1989). "Plant water relations approaches and measurements". En: "Vattninsbehov och Narings-tillforsel presenterade vid NJF- seminarium nr. 1- 3 August 1989." R. Persson, y A. Wredin (Eds.). 151 Landskrona, Sweden: 45-63.
- Johnsson, A., y G. Prytz (2002). "Models of water regulatory system". En: "Biological Rhythms". V. Kumar (Ed.). Springer Verlag, New York/Berlin/Heidelberg: 39-40.
- Kaldenhoff, R., M. Ribas-Carbo, J. Flexas Sans, C. Lovisolo, M. Heckwolf, y N. Uehlein (2008). "Aquaporins and plant water balance." *Plant, Cell & Environment* 31 (5): 658-666.
- Keller, M. (2005). "Deficit Irrigation and Vine Mineral Nutrition." *American Journal of Enology and Viticulture* 56 (3): 267-283.
- Kim G.T., H. Tsukaya, y H.Uchimiya (1998). "The CURLY LEAF gene controls both division and elongation of cells during the expansion of the leaf blade in *Arabidopsis thaliana*." *Planta* 206 (2):175-83.
- Kinoshita, T., M. Doi, N. Suetsugu, T. Kagawa, M. Wada, y K. Shimazaki (2001). "phot1 and phot2 mediate blue light regulation of stomatal opening." *Nature* 414 (6864): 656-660.

- Kirkham, M.B. (2005). "Principles of soil and plant water relations". Elsevier Academic Press, Massachusetts y California, USA y London, UK: 1-501.
- Kramer, P.J., y J.S. Boyer (1995). "Water relations of plants and soils". Academic Press, San Diego, Cal., USA: 1-481.
- Kostandini, G., B.F. Mills, S.W. Omamo, y S. Wood (2009). "Ex ante analysis of the benefits of transgenic drought tolerance research on cereal crops in low-income countries". *Agricultural Economics* 40 (4): 477-492.
- Lebon, E., A. Pellegrino, G. Louarn, y J. Lecoœur (2006). "Branch development controls leaf area dynamics in grapevine (*Vitis vinifera*) growing in drying soil." *Annals of Botany* 98 (1): 175–185.
- Levitt, J. (1980). "Responses of Plants to Environmental Stresses. Water, Radiation, Salt and Other Stresses. Vol. II" Academic Press, New York: 1-607.
- Lichtenthaler, H.K. (2003). "El estrés y la medida del estrés en las plantas." "La ecofisiología vegetal. Una ciencia de síntesis." M.J. Reigosa, N. Pedrol, y A. Sánchez (Eds.). Thompson Editores, España: 59-113.
- Little, C.H.A., y R.A. Savidge (1987). "The role of plant growth regulators in forest tree cambial growth." *Plant Growth Regulation* 6 (1): 137-169.
- Liu, F., A. Shahnazari, M.N. Andersen, S.-E. Jacobsen, y C.R. Jensen (2006). "Effects of deficit irrigation (DI) and partial root drying (PRD) on gas exchange, biomass partitioning, and water use efficiency in potato." *Scientia Horticulturae* 109 (2): 113-117.
- Lo Gullo, M.A., L. Castro Noval, S. Salleo, y A. Nardini (2004). "Hydraulic architecture of plants of *Helianthus annuus* L. cv. Margot: evidence for plant segmentation in herbs." *Journal of Experimental Botany* 55 (402): 1549 -1556.
- Lösch, R., y E.D. Schulze (1994). "Internal coordination of plant responses to drought and evaporational demand." In: *Ecophysiology of photosynthesis*. Eds.: Schulze E.D. & M.M. Caldwell. Springer Verlag, Berlin: 185–204.

- Lovisoló, C., y A. Schubert (1998). "Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L.." *Journal of Experimental Botany* 49 (321): 693 -700.
- Lovisoló C. , W. Hartung, A. Schubert Andrea (2002). "Whole-plant hydraulic conductance and root-to-shoot flow of abscisic acid are independently affected by water stress in grapevines." *Functional Plant Biology* 29 (11): 1349-1356.
- Lovisoló, C., I. Perrone, A. Carra, A. Ferrandino, J. Flexas, H. Medrano, y A. Schubert (2010). "Drought-induced changes in development and function of grapevine (*Vitis* spp.) organs and in their hydraulic and non-hydraulic interactions at the whole-plant level: a physiological and molecular update." *Functional Plant Biology* 37 (2): 98-116.
- Mäkelä, A., T.J. Givnish, F. Berninger, T.N. Buckley, G.D. Farquhar, y P. Hari (2002). "Challenges and Opportunities of the Optimality Approach in Plant Ecology". *Silva Fennica* 36 (3): 605-613.
- Margulis, L. (1996) "Archaeal-eubacterial mergers in the origin of Eukarya: phylogenetic classification of life." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93 (3): 1071-1076.
- Marigo, G., y J.P. Peltier (1996). "Analysis of the diurnal change in osmotic potential in leaves of *Fraxinus excelsior* L.." *Journal of Experimental Botany* 47 (6): 763 -769.
- Maroco, J.P., M.L. Rodrigues, C. Lopes, M.M.Chaves (2002) "Limitations to leaf photosynthesis in field-grown grapevine under drought — metabolic and modelling approaches". *Functional Plant Biology* 29 (4): 451–459.
- Martim, S.A., M.P. Santos, A.L. Peçanha, C. Pommer, E. Campostrini, A.P. Viana, A.R. Façanha, y R. Bressan-Smith (2009). "Photosynthesis and cell respiration modulated by water deficit in grapevine (*Vitis vinifera* L.) cv. Cabernet Sauvignon." *Brazilian Journal of Plant Physiology* 21 (2): 95-102.
- Martínez, J.P., H. Silva, J.F. Ledent, y M. Pinto (2007). "Effect of drought stress on the osmotic adjustment, cell wall elasticity and cell volume of six cultivars of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.)." *European Journal of Agronomy* 26 (1): 30-38.

- Martre, P., J.-L. Durand, y H. Cochard (2000). "Changes in axial hydraulic conductivity along elongating leaf blades in relation to xylem maturation in tall fescue." *New Phytologist* 146 (2): 235-247.
- Maseda, P.H., y R.J. Fernández (2006). "Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment." *Journal of Experimental Botany* 57 (15) : 3963 -3977.
- Matthews, M.A., y M.M. Anderson (1988). "Fruit Ripening in *Vitis vinifera* L.: Responses to Seasonal Water Deficits." *American Journal of Enology and Viticulture* 39 (4): 313-320.
- Maurel, C. (2007). "Plant aquaporins: Novel functions and regulation properties." *FEBS Letters* 581, (12): 2227-2236.
- Medrano H., y J. Flexas (2003). "Respuesta de las plantas al estrés hídrico." En: "La ecofisiología vegetal. Una ciencia de síntesis." M.J. Reigosa, N. Pedrol, y A. Sánchez (eds.). Thompson Editores, España: 253-285.
- Medrano H., J. Bota, A. Abadía, B. Sampol, J.M. Escalona, y J. Flexas (2002). "Effects of drought on light-energy dissipation mechanisms in high-light-acclimated, field-grown grapevines." *Functional Plant Biology* 29(10): 1197-1207.
- Medrano, H., J.M. Escalona, J. Cifre, J. Bota, y J. Flexas (2003). "A ten-year study on the physiology of two Spanish grapevine cultivars under field conditions: effects of water availability from leaf photosynthesis to grape yield and quality". *Functional Plant Biol.* 30 ( 6): 607-619.
- Meinzer, F.C. (2002). "Co-ordination of vapour and liquid phase water transport properties in plants." *Plant, Cell & Environment* 25 (2): 265-274.
- Meinzer, F.C., y D.A. Grantz (1990). "Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: stomatal adjustment to water transport capacity." *Plant, Cell & Environment* 13 (4): 383-388.
- Meinzer, F.C., G. Goldstein, P. Jackson, N.M. Holbrook, M.V. Gutiérrez, y J. Cavelier (1995). "Environmental and physiological regulation of transpiration in tropical forest

- gap species: the influence of boundary layer and hydraulic properties.” *Oecologia* 101 (4): 514-522.
- Meinzer, F.C., S.A. James, y G. Goldstein (2004). “Dynamics of transpiration, sap flow and use of stored water in tropical forest canopy trees.” *Tree Physiology* 24(8): 901 -909.
- Melcher P.J., M.A. Zwieniecki, y M.Holbrook (2003).”Vulnerability of xylem vessels to cavitation in sugar maple. Scaling from individual vessels to whole branches”. *Plant Physiology* 131 (4), 1775-1780.
- Menzel, C.M., D.R. Simpson, y A.J. Dowling (1986). “Water relations in passionfruit: Effect of moisture stress on growth, flowering and nutrient uptake.” *Scientia Horticulturae* 29 (3): 239-249.
- Milburn, J.A. (1996). “Sap ascent in vascular plants: Challengers to the Cohesion Theory ignore the significance of immature xylem and the recycling of Munch water”. *Annals of Botany* 78 (4): 399–407.
- Millar, A.A, W.R Gardner, y S.M Goltz (1971). “Internal Water Status and Water Transport in Seed Onion Plants1.” *Agronomy Journal* 63 (5): 779-784.
- Mingo, D.M., J.C. Theobald, M.A. Bacon, W.J. Davies, e I.C. Dodd (2004). “Biomass allocation in tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants grown under partial rootzone drying: enhancement of root growth.” *Functional Plant Biology* 31 (10): 971–978.
- Möller, M., V. Alchanatis, Y. Cohen, M. Meron, J. Tsipris, A. Naor, V. Ostrovsky, M. Sprintsin, y S. Cohen (2007). “Use of thermal and visible imagery for estimating crop water status of irrigated grapevine.” *Journal of Experimental Botany* 58 (4): 827 -838.
- Mortimer, R.G. (2008). “Physical chemistry. Third edition”. Elsevier Academic Press. Burlington, Ma., USA; San Diego, Ca., USA; and London, UK: 1-188.
- Mott, K.A. (1998). “Do Stomata Respond to CO<sub>2</sub> Concentrations Other than Intercellular?.” *Plant Physiology* 86 (1): 200-203.
- Mott, K.A., y P.J. Franks (2001). “The role of epidermal turgor in stomatal interactions following a local perturbation in humidity.” *Plant, Cell & Environment* 24 (6): 657-662.

- Mundree, S.G., B. Baker, S. Mowla, S. Peters, S. Marais, C. Vander Willigen, K. Govender, A. Maredza, S. Muyanga, J.M. Farrant, y J. Thomson (2002). "Minireview - Physiological and molecular insights into drought tolerance." *African Journal of Biotechnology* 1 (2): 28-38.
- Munns, R. (2002). "Comparative physiology of salt and water stress." *Plant, Cell & Environment* 25 (2): 239-250.
- National Soil Survey USDA (2011). "National soil survey handbook." U.S. Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service. National Soil Survey Handbook, title 430-VI. Available online at <http://soils.usda.gov/technical/handbook/>. Accessed [6/6/2011].
- Nonami, H., E.-D. Schulze, y H. Ziegler (1991). "Mechanisms of stomatal movement in response to air humidity, irradiance and xylem water potential." *Planta* 183 (1): 57-64.
- Nardini, A., y S. Salleo (2000). "Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: sensing or preventing xylem cavitation?." *Trees - Structure and Function* 15 (1): 14-24.
- Nardini, A., M.T. Tyree, y S. Salleo (2001). "Xylem Cavitation in the leaf of *Prunus laurocerasus* and its impact on leaf hydraulics". *Plant Physiology* 125 (4), 1700-1709.
- Nardini, A., S. Salleo, y M.T. Tyree (2005). "Ecological aspects of water permeability of roots". En: "Plant roots, the hidden half" Third edition. Y. Waisel, A. Eshel, U. Kafkafi (Eds.). Marcel Dekker Inc., New York, US: 1041-1066.
- Nobel, P.S. (2005). "Physicochemical and environmental plant physiology. Third Edition". Elsevier Academic Press, Massachusetts, USA: 3-555.
- Ohgishi M., K. Saji, K. Okada, y T. Sakai (2004). "Functional analysis of each blue light receptor, cry1, cry2, phot1, and phot2, by using combinatorial multiple mutants in *Arabidopsis*." *Proceedings of the Natinal Academy of Sciences of United States of America* 101(8): 2223–2228.
- Ojeda, H., C. Andary, E. Kraeva, A. Carbonneau, y A. Deloire (2002). "Influence of Pre- and Postveraison Water Deficit on Synthesis and Concentration of Skin Phenolic

- Compounds during Berry Growth of *Vitis vinifera* cv. Shiraz.” *American Journal of Enology and Viticulture* 53 (4): 261-267.
- Oliver, M.J., J. Velten, y B.D. Mishler (2005). “Desiccation Tolerance in Bryophytes: A Reflection of the Primitive Strategy for Plant Survival in Dehydrating Habitats?.” *Integrative and Comparative Biology* 45 (5): 788 -799.
- Osmond, C.B., M.P. Austin, J.A. Berry, W.D. Billings, J.S. Boyer, J.W.H.Dacey, P.S. Nobel, S.D. Smith, y W.E. Winner (1987). “Stress physiology and the distribution of plants”. *BioScience* 37 (1): 38-48.
- Palmer, J.D., D.E. Soltis, y M.W. Chase (2004). “The plant tree of life: an overview and some points of view.” *American Journal of Botany* 91 (10): 1437-1445.
- Park, Y.M. (2001). “Comparative water relations of two *Vitis vinifera* varieties, Riesling and Chardonnay.” *Korean Journal of Ecology* 24 (4): 223-226.
- Patakas A., B. Noitsakis, y D. Stavrakas (1997). “Water relation parameters in *Vitis vinifera* L in drought period. Effects of leaf age.” *Agronomie* 17 (3): 129-138.
- Patakas, A., y B. Noitsakis (1999). “Osmotic adjustment and partitioning of turgor responses to drought in grapevines leaves.” *American Journal of Enology and Viticulture* 50 (1): 76-80.
- Patakas, A.(2000). “Changes in the solutes contributing to osmotic potential during leaf ontogeny in grapevine leaves.” *American Journal of Enology and Viticulture* 51 (3): 223-226.
- Patakas, A., N. Nikolaou, E. Zioziou, K. Radoglou, y B. Noitsakis (2002) “The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines.” *Plant Science* 163 (2): 361-367.
- Pellegrino, A., E. Lebon, M. Voltz, y J. Wery (2005). “Relationships between plant and soil water status in vine (*Vitis vinifera* L.)” *Plant and Soil* 266 (1): 129-142.
- Pellegrino, A., E. Gozé, E. Lebon, y J. Wery (2006). “A model-based diagnosis tool to evaluate the water stress experienced by grapevine in field sites.” *European Journal of Agronomy* 25 (1): 49-59.

- Pellegrino, A., E. Lebon, T. Simonneau, y J. Wery (2008). "Towards a simple indicator of water stress in grapevine (*Vitis vinifera* L.) based on the differential sensitivities of vegetative growth components." *Australian Journal of Grape and Wine Research* 11 (3): 306-315.
- Peltier, J-P., y G. Marigo (1984). "Drought adaptation in *Fraxinus excelsior* L.: Physiological basis of the elastic adjustment." *Journal of Plant Physiology* 154 (4): 529-535.
- Penman, H.L. (1948). "Natural Evaporation from Open Water, Bare Soil and Grass." *Proceedings of the Royal Society of London. Series A. Mathematical and Physical Sciences* 193 (1032): 120 -145.
- Peterlunger, E., A. Buccella, y F. Iacono (2000). "Physiological changes in grapevine during adjustment to water stress: aba, leaf gas exchanges and root hydraulic conductivity." *Acta Horticulturae (ISHS)* 526:201-208.
- Prior L.D., D. Eamus, y G.A. Duff (1997). "Seasonal and diurnal patterns of carbon assimilation, stomatal conductance and leaf water potential in *Eucalyptus tetrodonta* saplings in a wet-dry savanna in Northern Australia." *Australian Journal of Botany* 45 (2): 241-258.
- Proseus, T.E., J.K.E. Ortega, y J.S. Boyer (1999). "Separating Growth from Elastic Deformation during Cell Enlargement." *Plant Physiology* 119 (2): 775 -784.
- Ranathunge, K., L. Kotula, E. Steudle, y R. Lafitte (2004). "Water permeability and reflection coefficient of the outer part of young rice roots are differently affected by closure of water channels (aquaporins) or blockage of apoplastic pores." *Journal of Experimental Botany* 55 (396): 433 -447.
- Raven, J. A., y D. Edwards (2001). "Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance." *Journal of Experimental Botany* 52 (1): 381 -401.
- Richards, L.A. y L.R. Weaver, (1944). "Moisture retention by some irrigated soils as related to soil moisture tension". *Journal of Agricultural Research* 69 (6): 215-235.



- Richter, H. (2001). "The cohesion theory debate continues: the pitfalls of cryobiology". *Trends in Plant Science* 6 (10): 456–457.
- Ripullone, F., M.R. Guerrieri, A. Nole, F. Magnani, y M. Borghetti (2007). "Stomatal conductance and leaf water potential responses to hydraulic conductance variation in *Pinus pinaster* seedlings." *Trees* 21 (3): 371-378.
- Roby, G., y M.A. Matthews (2004). "Relative proportions of seed, skin and flesh, in ripe berries from Cabernet Sauvignon grapevines grown in a vineyard either well irrigated or under water deficit." *Australian Journal of Grape and Wine Research* 10 (1): 74-82.
- Rodrigues M.L., M.M. Chaves, R. Wendler, M.M. David, W.P. Quick, R.C. Leegood, M. Stitt, y J.S. Pereira (1993). "Osmotic Adjustment in Water Stressed Grapevine Leaves in Relation to Carbon Assimilation." *Australian Journal of Plant Physiology* 20 (3): 309–321.
- Rodrigues, M.L., C.M.A. Pacheco, y M.M. Chaves (1995). "Soil-plant water relations, root distribution and biomass partitioning in *Lupinus albus* L. under drought conditions." *Journal of Experimental Botany* 46 (8): 947 -956.
- Rundel, P.W., y R.E. Stecker (1977). "Morphological Adaptations of Tracheid Structure to Water Stress Gradients in the Crown of *Sequoiadendron giganteum*" *Oecologia* 27 (2): 135-139.
- Sadras, V.O., y S.P. Milroy (1996). "Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: A review." *Field Crops Research* 47 (2): 253-266.
- Saliendra, N.Z., J.S. Sperry, y J.P. Comstock (1995). "Influence of leaf water status on stomatal response to humidity, hydraulic conductance, and soil drought in *Betula occidentalis*." *Planta* 196 (2): 357-366.
- Salisbury, F.B., y C.W. Ross (2000). "Fisiología de las plantas. Células: agua, soluciones y superficies". Ed. Paraninfo Thomson Learning, Madrid: 5-275.
- Sánchez, F. J., E. F. de Andrés, J. L. Tenorio, y L. Ayerbe (2004). "Growth of epicotyls, turgor maintenance and osmotic adjustment in pea plants (*Pisum sativum* L.) subjected to water stress." *Field Crops Research* 86 (1): 81-90.

- Schölander, P.F., H.T. Hammel, E.A. Hemmingsen, y E.D. Bradstreet (1964).” Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants.” *Proceedings of the National Academy of Sciences* 52: 119-25.
- Schölander, P.F., H.T. Hammel, E.D. Bradstreet, y E.A. Hemmingsen (1965). “Sap pressure in vascular plants.” *Science* 148: 339-46.
- Schopfer, P (2006). “Biomechanics of plant growth.” *American Journal of Botany* 93 (10): 1415 -1425.
- Schopfer, P. (2008). “Is the Loss of Stability Theory a Realistic Concept for Stress Relaxation-Mediated Cell Wall Expansion during Plant Growth?.” *Plant Physiology* 147 (3): 935 -938.
- Schultz, H.R. (1996). “Water relations and photosynthetic responses of two grapevine Cultivars of different geographical origin during water stress.” *Acta Horticulturae (ISHS)* 427: 251-265.
- Schultz, H.R. (2003). “Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought”. *Plant, Cell & Environment* 26 (8): 1393-1405.
- Sears, F.W., M. Zemansky, H.D. Young, y R.A. Freedman (2005). “Física universitaria con física moderna”. Undécima edición, Volumen 2. Parson Addison Wesley, México: 980-1009.
- Silva, W.P., y C.M. Silva (2009). LAB Fit Curve Fitting Software (Nonlinear Regression and Treatment of Data Program) v 7.2.46, online, available from world wide web: <[www.labfit.net](http://www.labfit.net)>, date of access: 2009-7-29.
- Sinclair, T.R. (2005). “Theoretical Analysis of Soil and Plant Traits Influencing Daily Plant Water Flux on Drying Soils.” *Agronomy Journal* 97 (4): 1148-1152.
- Sinclair, T.R., y M.M. Ludlow (1985). “Who taught plants thermodynamics? The unfulfilled potential of plant water potential.” *Australian Journal of Plant Physiology* 12 (3): 213-217

- Slatyer, R.O., y S.A. Taylor (1960). "Terminology in plant -and soil- water relations." *Nature* 187 (4741): 922-924.
- Smart, R.E., y B.G. Coombe (1983). "Water relations of grapevines." In: Water Deficits and Plant Growth. Vol. VII. Ed. Kozlowski T.T. Academic Press, New York, USA., pp. 137-196.
- Soar, C.J., J. Speirs, S.M. Maffei, A.B. Penrose, M.G. McCarthy, y B.R. Loveys (2006). "Grape vine varieties Shiraz and Grenache differ in their stomatal response to VPD: apparent links with ABA physiology and gene expression in leaf tissue." *Australian Journal of Grape and Wine Research* 12 (1): 2-12.
- Souza, G.M., y V.J.M. Cardoso (2003). "Toward a hierarchical concept of plant stress". *Israel Journal of Plant Sciences* 51 (1): 29– 37.
- Sperry, J.S., N.M. Holbrook, M.H. Zimmermann, y M.T. Tyree (1987). "Spring Filling of Xylem Vessels in Wild Grapevine." *Plant Physiology* 83 (2): 414-417.
- Sperry, J.S., N.N. Alder, y S.E. Eastlack (1993a). "The effect of reduced hydraulic conductance on stomatal conductance and xylem cavitation." *Journal of Experimental Botany* 44 (6): 1075-1082.
- Sperry J.S., y W.T. Pockman (1993b). "Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*." *Plant, Cell & Environment* 16 (3): 279-287.
- Steduto, P., T. Hsiao, y E. Fereres (2007). "On the conservative behavior of biomass water productivity." *Irrigation Science* 25 (3): 189-207.
- Stedule, E., y C.A. Peterson (1998). "How does water get through roots?" *Journal of Experimental Botany* 49 (322): 775 -788.
- Stiller, V., y J.S. Sperry (1999). "Canny's Compensating Pressure Theory fails a test". *American Journal of Botany* 86 (8): 1082–1086.
- Stoll, M., B. Loveys, y P. Dry (2000). "Hormonal changes induced by partial rootzone drying of irrigated grapevine." *Journal of Experimental Botany* 51 (350): 1627 -1634.

- Taiz, L., y E. Zeiger (1998). "Plant Physiology". 2nd - Ed. Sinauer, Sunderland, Massachussets.
- Tarara, J.M., J.E. Perez Peña & M. Keller (2005). Using whole-vine photosynthesis to understand the effects of water deficit on premium wine grapes. *Acta Horticulturae (ISHS)*, vol. 689, pp. 301-308.
- Tardieu, F. (1996). "Drought perception by plants. Do cells of droughted plants experience water stress?" *Plant Growth Regulation* 20 (2): 93-104.
- Tardieu, F., y T. Simonneau (1998). "Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours." *Journal of Experimental Botany* 49 (1): 419-432.
- Tardieu, F., C. Granier, y B. Muller (1999). "Modelling leaf expansion in a fluctuating environment: are changes in specific leaf area a consequence of changes in expansion rate?." *New Phytologist* 143 (1): 33-43.
- This, P., T. Lacombe, y M. Thomas (2006). "Historical origins and genetic diversity of wine grapes. *Trends in Genetics* 22 (9): 511-519.
- Tollefson, J. (2011). "Drought-tolerant maize gets US debut. Seed companies race to tap multibillion-dollar market". *Nature* 469 (7329): 144.
- Tonietto, J., y A. Carbonneau (2004). "A multicriteria climatic classification system for grape-growing regions worldwide". *Agricultural and Forest Meteorology* 124 (1-2): 81-97.
- Törnroth-Horsefield, S., Y. Wang, K. Hedfalk, U. Johanson, M. Karlsson, E. Tajkhorshid, R. Neutze, y P. Kjellbom (2006). "Structural mechanism of plant aquaporin gating." *Nature* 439 (7077): 688-694.
- Tyree, M.T. (1999). "The forgotten component of plant water potential: a reply. Tissue pressures are not additive in the way M.J. Canny suggests". *Plant Biology* 1 (6): 598-601.
- Tyree, M.T. (2003a). "Plant hydraulics: The ascent of water". *Nature* 423 (6943): 923.

- Tyree, M.T. (2003b). "Hydraulic properties of roots". En: "Ecological Studies, Vol. 168, Root Ecology". H. de Kron y E.J.W. Visser (Eds.). Springer Verlag, Berlin/Heidelberg: 125-150.
- Tyree, M.T., y Zimmermann M.H. (2002). "Xylem structure and the ascent of sap". Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: 105-113.
- Tyree, M.T., H. Cochard, P. Cruiziat, B. Sinclair, y T. Ameglio (1993). "Drought-induced leaf shedding in walnut: evidence for vulnerability segmentation." *Plant, Cell & Environment* 16 (7): 879-882.
- UN (2009). "World Population Prospects: The 2008 Revision, Highlights, Working Paper No. ESA/P/WP.210". United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division.
- Van De Honert, T.H. (1948). "Water transport in plants as a catenary process". *Discussions of the Faraday Society* 3 (3-4): 146-153.
- Vandeleur, R.K., G. Mayo, M.C. Shelden, M. Gilliam, B.N. Kaiser, y S.D. Tyerman (2009). "The Role of Plasma Membrane Intrinsic Protein Aquaporins in Water Transport through Roots: Diurnal and Drought Stress Responses Reveal Different Strategies between Isohydric and Anisohydric Cultivars of Grapevine". *Plant Physiology* 149 (1): 445-460.
- Van Ieperen, W. (2007). "Ion-mediated changes of xylem hydraulic resistance in planta: fact or fiction?." *Trends in Plant Science* 12 (4): 137-142.
- Van Zyl, (1987). "Diurnal variation in grapevine water stress as a function of changing soil water status and meteorological conditions." *South African Journal of Enology and Viticulture* 8 (2): 45-52.
- Verslues, P.E., M. Agarwal, S. Katiyar-Agarwal, J. Zhu, y J.-K. Zhu (2006). "Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status." *The Plant Journal* 45 (4): 523-539.

- Walters, C., J.M. Farrant, N.W. Pammenter, y P. Berjak. (2002). "Desiccation stress and damage". En: "Desiccation and survival in plants: Drying without dying." M. Black y H.W. Pritchard (Eds.). CABI Publishing, Wallingford, Oxon: pp. 263–292.
- Wei, C., E. Steudle, y M.T. Tyree (1999). "Water ascent in plants: do ongoing controversies have a sound basis?" *Trends in Plant Science* 4 (9): 372–375.
- Wei, C., y P.M. Lintilhac (2007). "Loss of Stability: A New Look at the Physics of Cell Wall Behavior during Plant Cell Growth." *Plant Physiology* 145 (3): 763 -772.
- Wikipedia (2012). "World population." Consulta en internet en el sitio: [http://http://en.wikipedia.org/wiki/World\\_population](http://http://en.wikipedia.org/wiki/World_population). Consulta: 16 de marzo de 2012.
- Wilkinson, S., y W.J. Davies (1997). "Xylem Sap pH Increase: A Drought Signal Received at the Apoplastic Face of the Guard Cell That Involves the Suppression of Saturable Abscisic Acid Uptake by the Epidermal Symplast." *Plant Physiology* 113 (2): 559-573.
- Winkel T., y S. Rambal (1990 ). "Stomatal conductance of some grapevines growing in the field under a mediterranean environment." *Agricultural and Forest Meteorology* 51(2): 107-121
- Wittwer, G., y K. Anderson (2009). "Global wine markets, 1961 to 2003: a statistical compendium". University of Adelaide Press, Adelaide, Australia: 2-277.
- Wong, S.C., I.R. Cowan, y G.D. Farquhar (1978). "Leaf Conductance in Relation to Assimilation in *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng: Influence of Irradiance and Partial Pressure of Carbon Dioxide." *Plant Physiology* 62 (4): 670-674.
- Wong, S.C., I.R. Cowan, y G.D. Farquhar (1979). "Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity." *Nature* 282 (5737): 424-426.
- Yang, H.-M., X.-Y. Zhang, G.-X. Wang, Y. Li, y X.-P. Wei (2003). "Cytosolic calcium oscillation may induce stomatal oscillation in *Vicia faba*." *Plant Science* 165 (5): 1117-1122.
- Zeiger, E., L.D. Talbott, S. Frechilla, A. Srivastava, y J. Zhu (2002). "The guard cell chloroplast: a perspective for the twenty-first century." *New Phytologist* 153 (3): 415-424.

Zeiger, E., y P.K. Hepler (1977). "Light and Stomatal Function: Blue Light Stimulates Swelling of Guard Cell Protoplasts." *Science* 196 (4292): 887-889.

Zimmermann, U., H. Schneider, L.H. Wegner, y A. Haase (2004). "Water ascent in tall trees: does evolution of land plants rely on a highly metastable state?" *New Phytologist* 162 (3): 575-615.

Zwieniecki, M.A., P.J. Melcher, y N.M. Holbrook (2001). "Hydrogel Control of Xylem Hydraulic Resistance in Plants." *Science* 291 (5506): 1059-1062.

# Anexo

## A.1 Deducción del valor de la conductancia hidráulica de la planta ( $k_L$ ) dada en unidades de vapor ( $g_h$ ), y de la transpiración ( $E$ ) siguiendo el modelo de Cowan (1972)

Se hace de cuenta que una porción de suelo se coloca en una cámara cerrada a la temperatura de la hoja, de manera que la presión de vapor en esta cámara ideal esté equilibrada con el potencial hídrico del suelo. Mediante la ec. 3.1.11, se puede calcular la presión de vapor de ese espacio confinado ideal ( $e_p$ ; ec. A.1.1 y A.1.2).

$$\frac{e_{Suelo}}{e_{s(T_L)}} = \exp\left(\frac{V_w \cdot \Psi_S}{R \cdot T_L}\right) \quad (A.1.1)$$

$$e_{Suelo} = e_{s(T_L)} \cdot \exp\left(\frac{V_w \cdot \Psi_S}{R \cdot T_L}\right) \quad \{\text{hPa}\} \quad (A.1.2)$$

Donde:  $e_{Suelo}$ : presión de vapor equivalente del suelo;  $R$ : constante universal de los gases  $\{0,00831 \text{ dm}^3 \cdot \text{MPa} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}\}$ ;  $T_L$ : temperatura de la hoja  $\{\text{K}\}$ ;  $V_w$ : volumen molar parcial del agua expresado como masa  $\{0,018 \text{ dm}^3 \text{ mol}^{-1}\}$ ;  $e_{s(T_a)}$ : presión de vapor saturado a la temperatura de la hoja  $\{\text{hPa}\}$ .

La transpiración se puede expresar en función de la conductancia de la planta en unidades de vapor (ec. A.1.3).  $E = g_h \cdot (e_{s(T_L)} - e_{Suelo})/P_a \quad \{\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}\} \quad (A.1.3)$

Donde:  $P_a$ : presión atmosférica  $\{\text{hPa}\}$ ;  $g_h$ : conductancia hidráulica del tramo suelo-hoja en unidades de vapor  $\{\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}\}$

Luego, sustituyendo A.1.2 en A.1.3:

$$E = g_h \cdot \left[ e_{s(T_L)} - e_{s(T_L)} \cdot \exp\left(\frac{V_w \cdot \Psi_S}{R \cdot T_L}\right) \right] / P_a$$
$$E = g_h \cdot \left\{ e_{s(T_L)} \left[ 1 - \exp\left(\frac{V_w \cdot \Psi_S}{R \cdot T_L}\right) \right] \right\} / P_a \quad \{\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}\} \quad (A.1.4)$$



En esta ecuación, el numerador del segundo término es la fuente de potencial del suelo del modelo, medida en unidades de vapor ( $\delta_{\text{suelo}}$ , ver figura 3.2.1), o sea:

$$\delta_{\text{Suelo}} = \left\{ e_{s(T_L)} \left[ 1 - \exp\left(\frac{V_w \cdot \Psi_s}{R \cdot T_L}\right) \right] \right\} / P_a \quad (\text{A.1.5})$$

Si dividimos la ecuación de Van de Honert (ec. 3.1.6) por la ec. A.1.5, en las que ambas calculan la transpiración:

$$\frac{k_L \cdot (\Psi_s - \Psi_L)}{g_h \cdot \left\{ e_{s(T_L)} \left[ 1 - \exp\left(\frac{V_w \cdot \Psi_s}{R \cdot T_L}\right) \right] \right\} / P_a} = 1 \quad (\text{A.1.6})$$

La conductancia hidráulica de la planta en equivalentes de conductancia al vapor queda como:

$$g_h = k_L \cdot \frac{(\Psi_s - \Psi_L)}{\left\{ e_{s(T_L)} \left[ 1 - \exp\left(\frac{V_w \cdot \Psi_s}{R \cdot T_L}\right) \right] \right\} / P_a} \quad \{\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}\} \quad (\text{A.1.7})$$

En el modelo, la fuente de potencial de la atmósfera ( $\delta_{\text{Atm}}$ ) viene dada directamente por la diferencia de presiones parciales de vapor entre la atmósfera exterior y la foliar (ec. A.1.8).

$$\delta_{\text{Atm}} = (e_{s(T_L)} - e_a) / P_a \quad (\text{A.1.8})$$

El siguiente paso es expresar el flujo de calor en la hoja (H) como una ecuación de flujo (ec. A.1.9).

$$H = -\frac{c_p \cdot \Delta T}{r_H} \quad \{\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}\} \quad (\text{A.1.9})$$

Donde: H: calor perdido por unidad de área foliar y tiempo ( $\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); Cp: calor específico del aire ( $\text{J K}^{-1}$ ); T: temperatura (K);  $r_H$ : resistencia al flujo calórico ( $\text{m}^{-2} \text{s}$ ).

Luego se transforma el flujo calórico en unidades equiparables a flujo de vapor. Para esto se divide la ec. A.1.8 por el calor latente de vaporización ( $\lambda$ ):

$$H/\lambda = -\frac{\Delta q'}{(\varepsilon \cdot r_H)} \quad \{\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}\} \quad (\text{A.1.10})$$

En esta ecuación la fuerza impulsora viene dada por el déficit de concentración de vapor de la atmósfera (a la temperatura de la hoja para cumplir con la condición isotérmica; ec. A.1.11):

$$\Delta q' = (e_{s(T_L)} - e_a) / P_a \quad (\text{A.1.11})$$

Y, la resistencia al flujo calórico, en equivalentes de vapor es  $\varepsilon r_h$ , donde  $\varepsilon^{35}$  es:

$$\varepsilon = \left(\frac{\lambda}{c_p}\right) \cdot \Delta \quad \{\text{mmol}^{-1}\} \quad (\text{A.1.12})$$

El flujo neto de radiación absorbida ( $\emptyset$ ) también se divide por  $\lambda$ , para expresarlo en equivalentes de vapor ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

Teniendo todos los componentes en unidades equivalentes de vapor, a la temperatura de la hoja, la transpiración puede deducirse mediante la ley de Kirchhoff para circuitos eléctricos (Sears *et al.*, 2005), quedando expresada como la ec. A.1.13:

$$E = \frac{(\varepsilon r_h \cdot \emptyset / \lambda) + \delta_{Atm} - \delta_{Suelo}}{\varepsilon r_H + g_h^{-1} + g_s^{-1} + g_b^{-1}} \quad \{\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}\} \quad (\text{A.1.13})$$

## A.2 Deducción del valor de conductancia estomática ( $g_s$ ) en el modelo de Buckley, Mott y Farquhar (Buckley *et al.*, 2003)

Se parte de las ec. 3.4.9, 3.4.2 y 3.4.3:

$$g_s = \chi [(\Psi_{pg} - \Psi_{pe}) - M \cdot \Psi_{pe}] \quad (3.4.9);$$

$$\Psi_{pg} = \Psi_g - \Psi_{\pi g} \quad (3.4.2); \quad \Psi_{pe} = \Psi_e - \Psi_{\pi e} \quad (3.4.3)$$

Sustituyendo 3.4.9 por sus equivalentes en 3.4.2 y 3.4.3:

$$g_s = \chi \cdot [(\Psi_g - \Psi_{\pi g} - \Psi_e + \Psi_{\pi e}) - M \cdot (\Psi_e - \Psi_{\pi e})] \quad (\text{A.2.1})$$

Y, sustituyendo A.2.1 por sus equivalentes en 3.4.5 y A.2.2 (ver figura 3.4.2) queda la ec A.2.3:

$$\Psi_e = \Psi_S - f_e \cdot r_e \cdot E \quad (3.4.5); \quad \Psi_g = \Psi_e - f_g \cdot r_g \cdot E \quad (3.4.6)$$

$$\text{Por lo que: } \Psi_g = \Psi_S - f_e \cdot r_e \cdot E - f_g \cdot r_g \cdot E \quad (\text{A.2.2})$$

---

<sup>35</sup> No confundir este  $\varepsilon$  con el módulo global de elasticidad.

Donde:  $f_e$  y  $f_g$  son las fracciones de la transpiración total de la hoja (E), correspondientes a la epidermis y mesófilo ( $f_e$ ), por un lado; y al estoma ( $f_g$ ), por el otro; de manera que,  $f_e + f_g = 1$ .

$$g_s = \chi \cdot \left[ \frac{\Psi_s - f_e \cdot r_e \cdot E}{E} - f_g \cdot r_g \cdot E - \Psi_{\pi g} - \frac{\Psi_s + f_e \cdot r_e \cdot E}{E} + \Psi_{\pi e} - M \cdot \Psi_s + M \cdot f_e \cdot r_e \cdot E + M \cdot \Psi_{\pi e} \right]$$

$$g_s = \chi \cdot \left( -f_g \cdot r_g \cdot E - \Psi_{\pi g} + \Psi_{\pi e} - M \cdot \Psi_s + M \cdot f_e \cdot r_e \cdot E + M \cdot \Psi_{\pi e} \right) \quad \text{A.2.3}$$

Reagrupando términos y sacando factor común E:

$$g_s = \chi \cdot \left( -\Psi_{\pi g} + \Psi_{\pi e} - M \cdot \Psi_s + M \cdot \Psi_{\pi e} \right) + \chi \cdot E \cdot \left( M \cdot f_e \cdot r_e - f_g \cdot r_g \right) \quad \text{A.2.4}$$

Ahora, cambiando la variable E en la ec. A.2.4, por su equivalente en 3.4.7:

$$E = g_s \cdot \left[ (e_{s(T_L)} - e_b) / P_a \right] = g_s \cdot \frac{D_b}{P_a} \quad (3.4.7)$$

Donde:  $e_b$  es la presión de vapor de la capa límite por encima de la apertura estomática y  $D_b$  es el déficit de presión de vapor en la capa límite a la temperatura de la hoja.

$$g_s = \chi \cdot \left( -\Psi_{\pi g} + \Psi_{\pi e} - M \cdot \Psi_s + M \cdot \Psi_{\pi e} \right) + \chi \cdot g_s \cdot \frac{D_b}{P_a} \cdot \left( M \cdot f_e \cdot r_e - f_g \cdot r_g \right) \quad \text{A.2.5}$$

Agrupando  $g_s$  en el primer término:

$$g_s - \chi \cdot g_s \cdot \frac{D_b}{P_a} \cdot \left( M \cdot f_e \cdot r_e - f_g \cdot r_g \right) = \chi \cdot \left( -\Psi_{\pi g} + \Psi_{\pi e} - M \cdot \Psi_s + M \cdot \Psi_{\pi e} \right) \quad \text{A.2.6}$$

Sacando factor común  $g_s$ :

$$g_s \cdot \left[ 1 - \chi \cdot \frac{D_b}{P_a} \cdot \left( M \cdot f_e \cdot r_e - f_g \cdot r_g \right) \right] = \chi \cdot \left( -\Psi_{\pi g} + \Psi_{\pi e} - M \cdot \Psi_s + M \cdot \Psi_{\pi e} \right) \quad \text{A.2.7}$$

Despejando  $g_s$ :

$$g_s = \frac{\chi \cdot \left( -\Psi_{\pi g} + \Psi_{\pi e} - M \cdot \Psi_s + M \cdot \Psi_{\pi e} \right)}{1 - \chi \cdot \frac{D_b}{P_a} \cdot \left( M \cdot f_e \cdot r_e - f_g \cdot r_g \right)} \quad \text{A.2.8}$$

Teniendo en cuenta que  $f_e \rightarrow 1$ , entonces  $f_e \cdot r_e \cong k_L^{-1}$ , con lo que el modelo final queda como:

Modelo de Buckley, Mott y Farquhar (Buckley *et al.*, 2003)

$$g_s = \frac{\chi \cdot (-\Psi_{\pi g} + \Psi_{\pi e} - M \cdot \Psi_S + M \cdot \Psi_{\pi e})}{1 - \chi \cdot (M \cdot k_L^{-1} - f_g \cdot r_g)^{\frac{D_b}{P_a}}} \quad 3.4.10$$

En el modelo  $f_g$  se supone un valor pequeño –i.e., cercano a 0– pero  $f_g \cdot r_g$  debe ser por lo menos levemente superior a  $M \cdot k_L^{-1}$  para que  $g_s$  adopte valores lógicos positivos, por lo que se supone que  $r_g$  debe ser un valor muy grande.