

Relaciones hídricas y El balance del carbono En las plantas ornamentales

ENRIQUE MARTÍNEZ BUSTAMANTE¹

Las plantas no son tan inanimadas como parecen; cuando se profundiza en su estudio para conocer su funcionamiento, a través de la fisiología vegetal, se amplía la comprensión de los procesos que ocurren dentro de los vegetales. El agua, en estos seres vivos, no solo afecta el rendimiento de las plantas en los jardines y cultivos de campo, si no que también controla la distribución de las plantas sobre la superficie de la tierra, las cuales se pueden encontrar desde los desiertos y pastizales, hasta los bosques lluviosos, dependiendo de la cantidad y distribución estacional de la precipitación (Salisbury y Ross, 1991; Kramer y Boyer 1995). El agua y los materiales disueltos en ella se desplazan por vías de transporte especiales: El agua pasa del suelo, a través de raíces, tallos y hojas, hasta la atmósfera; y sales inorgánicas y moléculas orgánicas circulan en muchas direcciones en el interior de una planta. Por otra parte, muchas reacciones químicas se realizan continuamente en todas las células, transformando agua, sales minerales y gases en tejidos, y a través de procesos organizados del desarrollo hacen crecer a la planta, incrementando su complejidad e iniciando cambios cualitativos en su crecimiento, como la formación de flores en un período determinado del ciclo (Salisbury y Ross 1991).

Las sustancias necesarias para el crecimiento vegetal (CO₂ y sales minerales) se encuentran en el medio natural. Esto obliga a las plantas a ser intercambiadores, eficaces, de materia con el exterior, como son el aire y el suelo (Beyschlag et al, 1995). El carbono es adquirido por las plantas del medio ambiente y por medio del proceso fotosintético utilizado para la fabricación de compuestos (carbohidratos) que la planta posteriormente utiliza como fuente de energía y como material estructural en la formación de los distintos órganos. Sin embargo, el uso de dichos compuestos para estos propósitos involucra la liberación de alguna parte de ese carbono, previamente incorporado, hacia el medio ambiente a través del proceso de respiración. El hecho de que en una misma planta se presenten simultáneamente procesos de adquisición y liberación de carbono ha generado en la

¹ Profesor Asociado. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. A.A. 1779. Medellín.

literatura científica el uso de términos como: “**cuentas del carbono**”, “**economía del carbono**” y más acertadamente “**balance de carbono**” de las plantas. En esta forma, la producción total de una planta, en unidades de carbono, es el resultado de la cantidad total fijada en los procesos fotosintéticos, menos las pérdidas ocurridas por respiración, durante el tiempo que dure su período vegetativo (Cadena, 1997).

En el presente escrito se trata de explicar la importancia del agua en los vegetales, incluyendo la forma como ella afecta los procesos fisiológicos que controlan la calidad y cantidad del crecimiento, al igual que el efecto de la fotosíntesis y la respiración sobre la economía del carbono y su interrelación con los procesos atinentes a las relaciones hídricas de los vegetales.

Al respecto es conveniente tener en cuenta dos características importantes de las explotaciones ornamentales del país. En primera medida, la gran mayoría de estas especies son originarias de la zona templada, cuyas condiciones agroecológicas son bastante diferentes a las de nuestro medio tropical. La segunda es consecuencia de la anterior, ya que la agricultura ornamental se ha desarrollado completamente bajo protección, lo cual conduce a una modificación del medio ambiente, de tal manera que se pueden llegar a presentar condiciones que difieren en diversos aspectos, lo que conduce a que el vegetal presente modificaciones en su comportamiento fisiológico, inducido por las variaciones ambientales.

Cuando se revisa la literatura existente sobre las relaciones hídricas o el balance del carbono de las plantas ornamentales en nuestro medio tropical, se encuentra que esta es bastante deficiente. Ello es igualmente válido para las especies ornamentales de origen tropical, pues solamente se le ha venido a prestar interés en la última década.

Teniendo en cuenta estas limitaciones, en el presente trabajo se presentará, de manera general, las bases fisiológicas de las relaciones hídricas de los vegetales, para inducir el interés de estudio en nuestro trópico, haciendo alusión, en donde sea posible, a su efecto sobre las plantas ornamentales, como es el caso de la transpiración donde la agricultura bajo protección aplicada en el país tiene un efecto importante sobre la producción y calidad de las ornamentales. Un procedimiento semejante se le dará al desarrollo de la temática sobre el balance del carbono, aunque en este aspecto se puede hacer una mayor mención del comportamiento de estas especies, en cuanto a calidad y cantidad de la luz.

1. Conceptos generales en las relaciones hídricas de los vegetales

1.1. Balance Hídrico Vegetal

Se refiere al *status* hídrico de la planta dependiente de las tasas relativas de absorción de agua y de pérdida de la misma por medio de la transpiración. Aunque estos dos procesos están acoplados por la columna cohesiva de las sustancias del xilema, ellas no siempre actúan sincronizadamente, debido

al efecto ejercido por el agua almacenada en las células del parénquima de las hojas, tallos y raíces. En consecuencia, el *status* hídrico del vegetal no puede predecirse por medidas de la humedad del suelo, sino que debe hacerse directamente sobre la planta (Kramer y Boyer, 1995).

1.2. El Sistema Continuo Suelo-Planta-Atmósfera y su Analogía con la Ley de Ohm.

En este concepto se enfatiza en que en el Sistema Continuo Suelo-Planta-Atmósfera (SCSPA), existe una interrelación entre el suelo, la planta y los factores atmosféricos, los cuales determinan el *status* hídrico del vegetal. Como la ecuación para el flujo del agua dentro del SCSPA se parece al flujo de la electricidad dentro de un conducto, a menudo se presenta como análoga a la Ley de Ohm. Cowan (1965), citado por Kramer y Boyer 1995, usó este concepto para producir un modelo que muestra las resistencias y las *capitancias* (en los reservorios de agua) en el SCSPA. Ahora bien, existen varios factores que afectan el flujo del agua a través del Sistema Continuo Suelo-Planta-Atmósfera, lo cual hace que el anterior modelo esté sobresimplificado, porque se asume que son constantes, durante todo el trayecto, el flujo en un estado-estable y las resistencias, lo que no existe en la realidad. Sin embargo, se piensa que es una herramienta demasiado útil para ser abandonada (Kramer y Boyer, 1995).

1.3. Concepto de Klebs

El fisiólogo Alemán Klebs, hace énfasis sobre el hecho de que los factores ambientales, tales como los estrés hídricos, intervienen en los procesos fisiológicos para determinar la cantidad y calidad del crecimiento del vegetal, dentro de los límites que lo permita la herencia. De esta manera se resalta que factores como la sequía o la irrigación, las prácticas culturales y el mejoramiento vegetal afectan el mejoramiento de los cultivos modificando la eficiencia de los procesos fisiológicos esenciales (Kramer y Boyer, 1995).

1.4. Los Conceptos en la Era Actual

En la actualidad, debido al cúmulo de literatura científica existente sobre el tema, los conceptos explicatorios sobre como intervienen las diversas relaciones hídricas sobre los procesos fisiológicos, están en permanente revisión. Así se tiene que, por muchos años se ha asumido que la turgencia de la parte aérea y de las hojas controlan la expansión celular, la conductancia estomática y la fotosíntesis. Sin embargo, otros investigadores indican que el alargamiento celular depende del metabolismo y la turgencia de la pared celular. Igualmente, también se sugiere que la conductancia estomática y la fotosíntesis están mejor correlacionadas con el *status* hídrico del suelo y la raíz que con el *status* hídrico foliar. Por otra parte, hay un creciente interés en la importancia de las señales bioquímicas, como las emitidas por las citocininas y el ácido abscísico (ABA), transmitidas desde las raíces hasta la parte aérea, de tal manera que afectan los procesos fisiológicos que ocurren en los últimos tejidos mencionados (Kramer y Boyer, 1995).

Igualmente, por muchas décadas se ha hecho énfasis sobre que el potencial hídrico es un buen indicador del *status* hídrico del vegetal, pero sin embargo, algunos investigadores plantean que los procesos fisiológicos están mejor relacionados con el contenido hídrico relativo que con el potencial hídrico. También existe considerable incertidumbre respecto a la importancia relativa de la inhibición estomática y no estomática sobre la fotosíntesis en plantas con estrés-hídrico. De la misma manera, los déficits hídricos parecen incrementar algunos de los procesos catalizados por las enzimas, pero disminuyen otros. A nivel molecular, también se tienen muchas perspectivas de incrementar la tolerancia a condiciones desfavorables, alterando el potencial genético de las plantas. No obstante lo anterior, no se debe olvidar que aún es necesario adelantar investigaciones sobre las relaciones hídricas a nivel de la planta completa. El éxito de las plantas de cultivo depende principalmente de evitar los estrés, lo cual depende del éxito de las hojas en controlar las pérdidas de agua provenientes de la transpiración y la efectividad de las raíces en absorber agua, en competencia con otras plantas (Kramer y Boyer, 1995).

2. Potencial químico, potencial hídrico y ósmosis

Es bien conocido que muchas de las actividades de los vegetales son determinadas por las propiedades del agua y las sustancias disueltas en ella (Salisbury y Ross, 1991), pero el agua tiene unas propiedades físicas y químicas únicas que varían cuando a esta se le agrega un soluto convirtiéndola en una solución, como se aprecia en la tabla 1, en la cual se resalta que en una solución molal la presión de vapor disminuye, al igual que el punto de congelación y el potencial químico (ya que en esta el agua se considera como referencia); el punto de ebullición se incrementa, lo mismo que la presión osmótica, pues al adicionarse solutos al agua se disminuye la actividad de sus moléculas (Kramer y Boyer, 1995).

Tabla 1. Propiedades coligativas de una solución molal de un no-electrolito comparadas con las del agua.

PROPIEDADES	AGUA PURA	SOLUCIÓN MOLAL
Presión de vapor	0.61 kPa a 0° C 101.3 kPa a 100° C	Disminuye
Punto de ebullición	100° C	100.518° C
Punto de congelación	0° C	- 1.86° C
Presión osmótica	0	-2.27 Mpa a 0° C
Potencial químico	Referencia	-2.27 Mpa a 0° C

2.1. Potencial Químico

Se sabe que la materia tiene masa y ocupa espacio, pero la energía no ocupa espacio y no tiene masa, pero puede transformarse en materia y actuar sobre ella. La materia puede tener una energía interna, la que recibe el nombre de **energía potencial**, o esta puede ser liberada y se denomina

energía cinética, la cual puede transmitirse en forma de **trabajo** (Salisbury y Ross 1991)

El potencial químico, μ , de una sustancia es una medida de la capacidad, de 1 mol de esa sustancia, para hacer trabajo. También se puede expresar como el cambio en energía libre por agregar una cantidad unitaria (específicamente el peso molecular gramo) de una sustancia z. Para un **soluto** (material disuelto) en un **solvente** (el líquido en que está disuelto el soluto; en los vegetales, sobre todo agua) el potencial químico es aproximadamente proporcional a la concentración de soluto. En realidad, la concentración suele corregirse multiplicándola por algún factor que depende de la concentración misma y de otros parámetros, lo que da por resultado una concentración corregida que se conoce como **actividad** (a_i). El potencial químico de una sustancia puede calcularse mediante la relación:

$$\mu_i = RT \ln a_i$$

donde:

- μ_i ' potencial químico de una sustancia i
- R ' constante de los gases (0.00831 kg. Mpa. mol⁻¹ K⁻¹)
- T ' temperatura en kelvins
- a_i ' actividad de la sustancia i

Un soluto en difusión tiende a moverse de regiones con alto potencial químico (energía libre por mol) a regiones de bajo potencial (Salisbury y Ross 1991).

2.2. Potencial Hídrico

El potencial químico del agua es un concepto valiosísimo dentro del funcionamiento de los vegetales, y según Salisbury y Ross (1991), algunos investigadores han propuesto que el potencial químico del agua se usara como referencia para una propiedad importante en los sistemas suelo-planta-atmósfera. Definieron el **potencial hídrico** (Ψ) como *el potencial químico del agua en un sistema o parte de un sistema, expresado en unidades de presión comparado con el potencial químico (también en unidades de presión) del agua pura a la presión atmosférica y a las mismas temperatura y altura, y con el potencial químico del agua de referencia fijado en cero*. Esta definición puede expresarse mediante la relación:

$$\Psi = (\mu_w - \mu_w^*) / v_w$$

donde:

- Ψ ' potencial hídrico
- μ_w ' potencial químico del agua en el sistema considerado
- μ_w^* ' potencial químico del agua pura a la presión atmosférica y a la misma temperatura que el sistema considerado
- v_w ' volumen molar parcial del agua (18 cm³/mol)

Con base en la ecuación anterior es evidente que si se calcula el potencial hídrico del agua pura el resultado es cero, dado que el potencial químico del agua pura se compara consigo mismo. Si el potencial químico del agua en consideración es menor que el del agua pura su potencial hídrico tendrá valor negativo. **Así como los solutos se difunden en respuesta a diferencias en el potencial químico del soluto, el agua se difunde en respuesta a diferencias en el potencial hídrico desde la región con potencial elevado a la de bajo potencial**, el proceso es espontáneo y se libera energía, la cual tiene la capacidad de realizar trabajo, como causar ascenso osmótico del agua en los tallos en el fenómeno conocido como presión radical (Salisbury y Ross, 1991)

2.3. Ósmosis

Ósmosis es el flujo neto de agua a través de una membrana diferencialmente permeable, que separa dos soluciones de diferente concentración de soluto (Kramer y Boyer, 1995). Según Salisbury y Ross (1991), al restringirse la difusión de partículas de solutos, más que las del solvente, se establece un gradiente de potencial hídrico. Esta situación, tal como lo plantea Kramer y Boyer (1995), ocurre comúnmente en las células vegetales, debido a las diferencias en la concentración de los solutos a través del plasmalema (membrana más externa de la célula o del citoplasma).

Por convección, el potencial hídrico del agua a presión atmosférica y a la misma temperatura de la solución que se está considerando es igual a cero, por lo que **el potencial hídrico de una solución acuosa a la presión atmosférica tendrá valor negativo** (es decir menor que cero). Así, las moléculas de agua se difundirán desde el potencial hídrico más alto, en el exterior de la célula, al potencial hídrico más bajo en la solución celular (Salisbury y Ross, 1991). La diferencia entre los solutos causa inevitablemente, una correspondiente, pero opuesta, diferencia en concentración de moléculas de agua. Ya que el agua puede cruzar la membrana, pero el soluto no lo hace, más moléculas de agua se mueven hacia el lado con más bajo potencial hídrico (menor concentración de moléculas de agua), lo cual incrementa el volumen de la solución interna de la célula, el que ejerce una fuerza opuesta a la resistencia que opone la pared celular a su expansión. Esto hace que se desarrolle internamente una presión de turgencia, la cual puede incrementarse hasta que sea completamente opuesta a las fuerzas osmóticas que producen la entrada del agua (Kramer y Boyer, 1995).

Aunque internamente puede formarse una gran presión, en la mayoría de las circunstancias, esta no alcanza la presión osmótica teórica de la solución celular, por varias razones. Primero, la solución externa, normalmente, no es agua pura, sino que contiene solutos, que reducen la presión interna necesaria para el balance. Segundo, a menudo, existen tensiones en la solución externa debido a la estructura porosa de la pared celular; estas pueden ser de tal magnitud que disminuyan la presión requerida para el balance interno. Finalmente, en células en crecimiento, la pared se alarga y parece que ello puede prevenir que la presión interna se desarrolle totalmente. Conjuntamente, estos efectos causan que la presión de turgencia sea variable en las células, algunas veces de manera rápida y en gran proporción, aunque el potencial osmótico de la solución celular sea relativamente estable (Kramer y Boyer, 1995)

2.3.1 Status hídricos y componentes del potencial hídrico celular

Es aparente que la ósmosis es el proceso central que mueve el agua dentro y a través de las plantas y que el plasmalema es la clave del proceso. La ósmosis facilita la absorción de agua que normalmente mantiene el contenido hídrico celular pero las condiciones osmóticas varían dentro y alrededor de las células, y ello es deseable para tener alguna forma de conocer su *status* hídrico, el cual es caracterizado en términos del potencial químico. Slatyer y Taylor (1960), citado por Kramer y Boyer (1995), propusieron expresiones prácticas para el potencial químico del agua en las plantas y el suelo; ello tiene como principal ventaja en que el *status* hídrico se basa sobre una referencia definida físicamente, en lugar de hacerlo biológicamente. Esto evita algunas variaciones inherentes a los sistemas biológicos y permite que el *status* hídrico sea reproducido en cualquier tiempo y lugar; además, indica las fuerzas que mueven el agua de un lugar a otro, ello permite predecir el movimiento del agua y medir las resistencias para que esto ocurra (Kramer y Boyer, 1995).

El potencial hídrico es determinado por muchos componentes importantes para las células y su alrededor. Los componentes se originan de los efectos del soluto, presión, sólidos (especialmente sólidos porosos) y la gravedad, sobre el potencial hídrico celular. Se consideran solutos todas las moléculas disueltas, estén ellas agregadas o no y no precipitadas; presión a las fuerzas externas; sólidos porosos, los que causan efectos de superficie que difieren de aquellos en el medio en que están dispersos; y gravedad a la importante columna vertical de agua. De acuerdo a esto los componentes son expresados como:

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

donde los subíndices s, p, m y g representan los efectos del soluto, la presión, las matrices porosas y la gravedad respectivamente. Cada potencial se refiere al mismo punto en la solución y cada componente es aditivo algebraicamente de acuerdo a si incrementa (positivamente) o disminuye (negativamente) el Ψ en el punto donde se compara al potencial de referencia. El potencial de referencia es el agua libre, pura, a presión atmosférica y en una posición gravitacional definida y a la misma temperatura del sistema (Kramer y Boyer, 1995).

Cada uno de estos componentes afectan el Ψ de manera específica. Los solutos disminuyen el potencial químico del agua, diluyéndola y disminuyendo, en consecuencia, el número de moléculas de agua. De manera similar, las matrices que son humedecibles tienen superficies de atracción que disminuyen el número de moléculas de agua capaces de moverse. La presión externa de la atmósfera incrementa la habilidad del agua para moverse, pero por debajo de la atmósfera, esta disminuye. Similarmente la gravedad incrementa o disminuye la habilidad del agua para moverse dependiendo de si la presión local se incrementa o disminuye por el peso del agua (Kramer y Boyer, 1995).

Ahora bien, en las células, los potenciales gravitacionales pueden ser ignorados, en las plantas ornamentales, debido a que ellos llegan a ser significantes solamente en alturas mayores a 1 m. en columnas verticales, como en los árboles. Además, al interior de la célula se puede ignorar las fuerzas matriciales, a causa de que el contenido de agua, generalmente, es alto y no hay interfases aire-agua. En consecuencia, el potencial hídrico de la célula es:

$$\Psi_{\text{célula}} = \Psi_s(\text{célula}) + \Psi_p(\text{célula})$$

2.3.2. Concepto apoplasto-simplasto

En 1930, Münch, sugirió que los elementos del xilema que se encuentran llenos de agua así como las paredes celulares interconectadas, deberían considerarse un mismo elemento, al que denominó **apoplasto**. Este es, en cierto sentido, la parte “muerta” de la planta. Incluye todas las paredes celulares de la corteza radical, así que, conforme a esa definición, las paredes endodérmicas y exodérmicas con bandas de Caspary son apoplasto, pero como son impermeables al agua, no suele considerársele parte del apoplasto. Todas las traqueidas y vasos del xilema (desde la raíz hasta las hojas) son parte del apoplasto, como lo son también las paredes celulares en el resto de la planta. Al resto de la planta, la parte “viva”, Münch la llamó **simplasto**. Este incluye el citoplasma de todas las células de la planta, formando una sola unidad, pues los protoplastos de células adyacentes están comunicados por los plasmodesmos (Salisbury y Ross, 1991).

3. El suelo y el agua dentro del sistema continuo suelo-planta-atmósfera

El suelo es importante para el crecimiento de la planta como fuente de agua y minerales, para anclaje de ellas y como medio para el desarrollo del sistema radical, esencial para la absorción y anclaje. Es un sistema complejo que consta de proporciones variadas de partículas de roca y materia orgánica que conforman la matriz sólida y solución del suelo y aire que ocupan el espacio poroso. Además, usualmente los suelos contienen una población activa de seres vivos (macroscópicos y microscópicos) que afectan las características del suelo y el crecimiento de la raíz (Kramer y Boyer, 1995).

Por otra parte, según Salisbury y Ross (1991), cuando a un suelo se le aplica riego o agua lluvia, llega un punto en que la zona humedecida, alcanza un contenido hídrico donde el suelo no es capaz de retener más agua, por lo tanto se dice que está en **estado de saturación**. Gran parte del agua en este estado desciende por los espacios porosos de las partículas del suelo, atraída por las fuerzas de la gravedad del suelo, por lo cual es conocida como **agua gravitacional**. Después de varias horas, o inclusive uno o dos días, la única agua que queda en el suelo es la que puede retenerse contra las fuerzas de la gravedad, y de esta, una parte de las moléculas de agua es fijada por las partículas del suelo en los poros capilares, recibiendo, por tanto, la denominación de **agua capilar**, y el resto del agua es adherido (o adsorbido) por las micelas del suelo como **agua higroscópica**. De estos tres tipos de agua en el suelo, el vegetal solo puede aprovechar el agua capilar.

3.1. Características importantes de los Suelos

Las características de los suelos, tales como textura y estructura tienen efectos importantes sobre la compatibilidad de los suelos como medio para el crecimiento de los vegetales.

3.1.1. Composición y textura

Aquellas características de los suelos más importantes para el crecimiento de las plantas, tales como capacidad de almacenamiento de agua y minerales y compatibilidad para el crecimiento de las raíces, las cuales están relacionadas con la aireación y la resistencia para la penetración de las raíces, dependen principalmente de la textura y la estructura. Los suelos, usualmente, están clasificados como arenosos (de partículas grandes, $> 2.0 - 0.02\text{mm}$), limosos (partículas intermedias, $0.02 - 0.002 \text{ mm}$), o arcillosos (de partículas finas, $< 0.002 \text{ mm}$). Los suelos arcillosos son compactos y cohesivos, a menudo pobremente drenados y aireados, pero, a causa de su gran superficie interna, ellos usualmente almacenan grandes cantidades de agua y minerales. Los suelos arenosos son sueltos, no cohesivos, bien drenados y aireados, pero con una limitada capacidad de almacenamiento de agua y minerales. Los suelos limosos son intermedios respecto a estas características. En general un alto contenido de arcilla incrementa la capacidad de almacenamiento de los suelos, en cuanto a agua y sales minerales (capacidad de intercambio catiónico, CIC), pero disminuye la aireación, tan esenciales para el crecimiento y buen funcionamiento de la raíz (Kramer y Boyer, 1995).

3.1.2. Estructura y espacios porosos

La estructura del suelo y la cantidad de espacios porosos depende del tamaño de la partícula y del grado en el cual las partículas bases están congregadas en migajas estables o agregados. La agregación de partículas de arcilla en "migajas" estables, aparentemente, es ayudada por la presencia de exudados de la raíz y coloides orgánicos producidos por los organismos del suelo. El mantenimiento estable de los agregados, es particularmente importante en suelos arcillosos, porque incrementa el espacio poroso, mejorando la infiltración del agua y el mantenimiento de una buena aireación (Kramer y Boyer, 1995).

Las cantidades relativas de espacios porosos y no porosos afecta fuertemente el drenaje y la aireación del suelo y en consecuencia es compatible como medio para el crecimiento del vegetal. Los espacios porosos capilares constan de pequeños poros ($30 \text{ a } 60 \text{ :m}$ o menos) que retienen agua en contra de la gravedad. Esto determina la cantidad de agua retenida por un suelo después de una lluvia o un riego. Los espacios porosos no capilares son la fracción del volumen de suelo en la cual el agua drena por gravedad, suministrando la cámara de aire, tan importante para la buena aireación de las raíces, Alrededor de la mitad del volumen de la mayoría de los suelos consta de espacios porosos, pero la proporción de poros capilares y no capilares varía ampliamente en los diferentes suelos (Kramer y Boyer, 1995).

3.2. Terminología del Agua en el Suelo

El contenido hídrico del suelo, generalmente, se expresa como porcentaje del peso seco, o del volumen del suelo. Este último, probablemente, es más informativo respecto a la cantidad de agua asequible para las plantas, pero es difícil determinar en un suelo no disturbado. Además, desafortunadamente, el contenido hídrico con base en el porcentaje dice poco acerca de la cantidad de agua disponible para las plantas, debido a que una arena puede estar saturada a un contenido hídrico que está cerca al punto de marchitamiento para un suelo limoso.

3.2.1. Potencial hídrico

El potencial hídrico del suelo depende de cuatro componentes de variable importancia:

$$\Psi_{\text{suelo}} = \Psi_m + \Psi_s + \Psi_g + \Psi_p$$

En esta ecuación, Ψ_m representa el potencial mátrico producido por la capilaridad y las fuerzas de unión-superficiales, Ψ_s representa el potencial osmótico producido por los solutos en el agua del suelo, y Ψ_g representa las fuerzas gravitacionales que operan sobre el agua del suelo. Ψ_p se refiere a la presión externa y, a menudo, puede ser negligible, debido a que la presión, en la zona de raíces, está cerca de la atmosférica. Los varios factores que afectan el *status* de la energía libre del agua del suelo no son igualmente importantes bajo todas las condiciones con respecto al movimiento del agua. Así se tiene que, el potencial osmótico tiene un efecto importante sobre el movimiento del agua desde el suelo hasta las raíces, debido a que la solución del suelo está separada de la solución de la planta por membranas diferencialmente permeables (Kramer y Boyer, 1995).

Estos autores continúan afirmando que las mayores fuerzas que afectan el movimiento de agua en el suelo son las mátricas y las gravitacionales. Después que el suelo está saturado, una fracción del agua se mueve hacia los horizontes inferiores del suelo, debido a que la gravedad el drenaje del agua fuera de los grandes poros. Sin embargo, la deshidratación local por el flujo de capilaridad, causada por la evaporación superficial del suelo o la absorción de las raíces reduce el potencial hídrico y causa movimiento interno. En este orden de ideas, para absorber agua, las raíces deben generar un potencial hídrico lo suficientemente bajo, para que se pueda generar un gradiente de potencial hídrico entre el suelo y la raíz, que contrarreste el potencial mátrico más cualquier potencial osmótico de la solución del suelo.

3.2.1. Capacidad de campo

La **capacidad de campo (CC)** *in situ* de un suelo, se refiere al agua remanente que se halla en los poros capilares, después que se ha drenado el agua gravitacional, la cual representa un contenido insignificante, llegando este a estabilizarse. En estas condiciones, el suelo contiene toda el agua de capilaridad que es capaz de retener en contra de la gravedad (Salisbury y Ross, 1991). Usualmente, esta situación se alcanza, según Kramer y Boyer (1995), muchos días después de que el suelo ha

sido fuertemente humedecido por lluvia o irrigación, pero puede requerir un mes o más. Los suelos arenosos, por lo general, alcanzan el equilibrio mucho más rápido que los suelos arcillosos, pero la presencia de un nivel freático superficial, o una capa impermeable reducirá el proceso en cualquier tipo de suelo. También hay modificaciones si el suelo se coloca en un recipiente. Se ha encontrado que, a capacidad de campo, el suelo tiene un potencial hídrico de alrededor -0.03 Mpa.

3.2.2. Porcentaje de marchitamiento permanente

Mientras que casi toda el agua se pierde del suelo por evaporación, drenaje y absorción por las raíces de los vegetales, el agua remanente se mantiene en películas cada vez más delgadas, por lo que el potencial hídrico se hace cada vez más negativo. Cuando los potenciales hídricos de suelo y raíz son los mismos, las raíces dejan de extraer agua del suelo, pero los brotes aéreos continúan transpirándola hasta que la planta se marchita, pues la planta es incapaz de obtener el agua suficiente para evitar el marchitamiento; se dice, entonces, que la cantidad de agua en el suelo está en el **porcentaje de marchitez permanente (PMP)**, o sea que, es el contenido hídrico del suelo en el cual las plantas permanecen marchitas, a menos que sean rehidratadas. Las plantas se marchitan más rápidamente en suelos arenosos que en los arcillosos (Salisbury y Ross, 1991). Richards y Wadleigh (1952), citado por Kramer y Boyer (1995), encontraron que el potencial hídrico del suelo variaba de -1.5 a -2.0 Mpa, en el porcentaje de marchitamiento permanente para muchas plantas herbáceas, con la mayoría de los valores muy cercanos a -1.5 Mpa, lo cual, ahora, es usado, generalmente, como el potencial hídrico del suelo, aproximado, en el porcentaje de marchitamiento permanente.

3.2.3. Agua asequible-disponible en el suelo

El **agua asequible-disponible** se refiere, usualmente, al agua en el suelo en el rango entre la CC y el PMP. Generalmente, los suelos de textura más fina contienen más agua asequible-disponible que los de textura gruesa. Considerables diferencias ocurren en la cantidad de agua asequible-disponible, a varias profundidades, en suelos no uniformes. Esto sugiere que la profundidad de enraizamiento puede, algunas veces, compensarse por un mejor abastecimiento de agua asequible en la superficie del suelo. Un incremento en la cantidad de materia orgánica, por crecimiento de la raíz o por la adición de abono orgánico, usualmente, incrementa la capacidad de retención de agua de suelos de textura gruesa y mejora la aireación de suelos de textura fina (Kramer y Boyer, 1995).

3.2.4. Demanda versus tasa de abastecimiento de agua

La definición de agua asequible como aquel contenido hídrico entre la CC y el PMP es demasiado arbitraria y estática, para definir precisamente la situación actual en el campo. Desde el punto de vista de los vegetales, la asequibilidad del agua en el suelo depende de la tasa a la cual el agua puede ser suministrada a las raíces relacionada con la demanda de agua de los vegetales. Ambos, abastecimiento y demanda son variables. La demanda de agua por las plantas, depende primariamente de la tasa de transpiración, la cual varía ampliamente, dependiendo de la clase y

tamaño de las plantas y de las condiciones meteorológicas (Kramer y Boyer, 1995).

Para el caso de las plantas ornamentales, bajo las condiciones del trópico, donde estas especies se explotan en una agricultura bajo protección, conduce a que se presenten modificaciones microclimáticas, principalmente en variaciones importantes en la temperatura, que incrementan la tasa transpiratoria de las plantas y como consecuencia se aumenta la demanda de agua, lo cual puede significar una mayor necesidad de irrigación, en cuanto a frecuencia y cantidad, dependiendo de la especie ornamental explotada y el estado de desarrollo en que se encuentre: brotación, crecimiento vegetativo, diferenciación floral, prefloración y otros.

Por otra parte, el abastecimiento de agua depende de la longitud de la raíz, su densidad (longitud de raíz/volumen de suelo), eficiencia de las raíces como superficie de absorción (ej: su conductividad hidráulica o resistencias al flujo interno de agua) y la conductividad hidráulica del suelo, la cual varía con el tipo de suelo y su contenido de agua. Así, un contenido hídrico adecuado puede significar una demanda para el vegetal en época fría, días nublados pueden ser bastante inadecuados en época calurosa, y los soleados cuando la transpiración es rápida. Se ha encontrado que, cuando la tasa de transpiración actual se elevó, el potencial hídrico del suelo, en la zona radical, varió de -1.2 Mpa, cuando la tasa de transpiración era de, solamente, 1.4 mm/día a -0.03 Mpa, cuando la tasa fue de 6 a 7 mm/día. Así, la necesidad de frecuencia de irrigación es mayor durante la época calurosa soleada que durante la época fría (Kramer y Boyer, 1995).

3.3. Movimiento del Agua Dentro de los Suelos

Según Kramer y Boyer (1995) el movimiento del agua dentro del suelo controla la tasa de infiltración; hacía las corrientes de agua internas del suelo y a los acuíferos subterráneos; y el abastecimiento a las raíces de las plantas transpirantes. La masa de la solución del suelo se mueve verticalmente bajo la influencia de la gravedad a través de los poros no capilares, y más lentamente por los poros capilares y en películas sobre la superficie de las partículas del suelo, principalmente bajo la influencia de las fuerzas mátricas. El agua pura también se difunde en forma de vapor por los espacios porosos a lo largo del gradiente de la presión de vapor de agua.

Los mismos autores continúan afirmando que, hay dos tipos importantes de movimiento de agua en el suelo, el flujo de saturación, hacía abajo (infiltración), después de la lluvia o una irrigación, y el flujo insaturado, horizontalmente hacía las raíces y hacía arriba en las superficies evaporantes del suelo. Algunas veces, tanto las fuerzas gravitacionales como las mátricas, están envueltas en el movimiento del agua, como es el caso de las corrientes por una pendiente. Cuando hay grandes diferencias de temperatura entre la superficie y los horizontes inferiores del suelo, también puede haber considerable movimiento del agua, en forma de vapor, de las regiones más calientes a las más frías.

3.3.1 Infiltración

La tasa de infiltración es importante en la recarga del agua del suelo por la lluvia y la irrigación; si la infiltración es baja, la escorrentía superficial puede causar erosión. El movimiento hacia abajo es principalmente por gravedad y depende de la tasa a la cual el agua es abastecida al frente húmedo, más bien que a la diferencia en θ entre el suelo húmedo y el seco. El agua se mueve, rápidamente, detrás del frente húmedo como consecuencia de la gravedad, pero muy lentamente, dentro del suelo seco, adelante del frente húmedo. Esto explica la conspicua frontera entre el suelo húmedo y seco, una vez que la superficie del suelo ha sido rehumedecida después de un chaparrón en verano. Ello también explica porque el suelo no puede ser rehumedecido, en parte, a capacidad de campo, por adición de una cantidad limitada de agua, debido a que una parte está húmeda a CC y otra parte no se ha humedecido completamente. La infiltración, en algunas arcillas, es obstaculizada por el hinchamiento que ocurre en ellas cuando se humedecen, reduciendo los poros no capilares. Esta, también, es obstaculizada, en algunos suelos arenosos, porque las partículas están recubiertas con una capa hidrofóbica que previene el humedecimiento. La presencia de *mulch* sobre la superficie del suelo y la moderada incorporación de materia orgánica, mejoran la infiltración al prevenir los encharcamientos y el cierre de los poros. Sin embargo, la incorporación de cantidades excesivas de turba, en suelos, para utilizarlos en materos o para construir eras, como es el caso de las plantas ornamentales en el país, hace lento y difícil el humedecimiento. La infiltración, usualmente, es más rápida en suelos boscosos, que en los cultivados de similar textura, debido a que aquellos poseen más poros no capilares. La mecanización tiende a destruir los espacios no capilares o macroporos, Los canales dejados por las raíces descompuestas, probablemente, son una importante ruta de infiltración en suelos boscosos, y los conductos dejados por las lombrices, también incrementan la infiltración del agua. Los canales hechos en el suelo por las raíces, insectos y gusanos tienen efectos importantes sobre el crecimiento de las raíces y el movimiento de gases y agua. La infiltración se reduce por compactación causada por el hombre y el tráfico vehicular y puede llegar a ser un serio problema (Kramer y Boyer, 1995).

3.3.2. Movimiento horizontal y hacia arriba

De acuerdo a Kramer y Boyer (1995), en la naturaleza hay variaciones diurnas y estacionales en la temperatura del suelo. Por ejemplo, durante el verano la superficie del suelo, a menudo, es más caliente en el día que en la noche, y enfría más rápidamente durante el invierno, con respecto a los horizontes más profundos que experimentan menos cambios de temperatura, lo cual causa significativo movimiento de vapor de agua.

El movimiento horizontal, a escala macroscópica, como en las acequias de irrigación, y el movimiento hacia las raíces, a escala microscópica, son muy importantes. El agua del suelo en la vecindad de las raíces, de plantas que transpiran rápidamente, algunas veces tiende a agotarse durante el día, debido a que la absorción de agua excede la tasa de movimiento de agua, a través del suelo, hacia las raíces, resultando en un agotamiento del agua en la zona alrededor de ellas. Afortunadamente, el suelo en esta zona, usualmente, es rehumedecido durante la noche, pero la tasa

a la cual esto ocurre depende de la conductancia hidráulica del suelo. Esto disminuye rápidamente, en la medida en que el suelo se seca, debido a que los grandes poros son desocupados primero, disminuyendo el área de la sección transversal asequible para el movimiento del agua. También, el contacto entre el suelo y las raíces puede disminuir, en la medida en que estos se deshidratan y encogen (Kramer y Boyer, 1995).

El movimiento hacia arriba del agua (ascenso capilar) hasta la superficie del suelo, es causada, principalmente, por la evaporación en la superficie y la remoción del agua por las raíces de plantas transpirantes. El flujo hacia arriba, en la superficie transpirante, desde el nivel freático es, aproximadamente, dos veces más rápido en un suelo de textura fina que en uno de textura gruesa. Si la evaporación es muy rápida, la pérdida de agua puede exceder la tasa a la cual el agua alcanza la superficie evaporante y, entonces, esta se seca, causando una disminución significativa en la tasa de evaporación, debido a que el movimiento de agua, como vapor, en la superficie seca del suelo es mucho más lenta que el movimiento como líquido en el suelo húmedo. Este hecho conduce al énfasis que se hace para mantener, la superficie del suelo, cubierta por una delgada capa de *mulch*, con el fin de reducir las pérdidas de agua por evaporación. También hay evidencias de que cantidades significativas de agua son transferidas desde los horizontes inferiores a las superficies más secas del suelo, por las raíces, donde llega a ser asequible a las plantas. En algunas áreas, el rocío y la niebla, pueden suplir cantidades significativas de agua. El movimiento vertical debe ser tomado en cuenta para estimar la cantidad de agua removida de la zona radical. Si hay movimiento significativo de agua hacia arriba y la cantidad usada es calculada de medidas periódicas de cambios en el contenido hídrico del suelo en un horizonte, el agua utilizada será subestimada, a menos que sea corregida por la cantidad abastecida por el movimiento hacia arriba (Kramer y Boyer, 1995).

4. Movimiento del agua a través del vegetal en el sistema continuo suelo-planta-atmósfera

Azcon-Bieto y Talon (1993), conceptúan que, en una planta en crecimiento activo, existe una fase de agua líquida continua que se extiende desde la epidermis de la raíz a las paredes celulares del parénquima foliar. Generalmente, se acepta que el movimiento del agua desde el suelo hasta el aire, a través de toda la planta, se puede explicar sobre la base de la existencia de gradientes de potencial hídrico a lo largo de la vía. Debido a que la atmósfera, en los espacios intercelulares del parénquima lagunar en el mesófilo foliar, está prácticamente a presión de vapor de saturación, mientras que el aire exterior rara vez está saturado de agua, el vapor de agua se mueve desde el interior de la hoja a la atmósfera exterior, siguiendo un gradiente decreciente de potencial hídrico. Este proceso, denominado transpiración, es la fuerza motriz más importante para el movimiento del agua a través de la planta.

4.1. Zonas Absorbentes de la Raíz

Teniendo en cuenta la anatomía de la raíz, se ha sugerido que la entrada de agua y minerales dentro de las raíces jóvenes, probablemente, ocurre principalmente en una región a pocos centímetros

detrás del ápice radical, aproximadamente donde los pelos radicales son más abundantes. Sin embargo, esto es cuestionado por observaciones de que el xilema no está aún, completamente, funcional en la zona de los pelos radicales de maíz y soya. Esta situación merece ser estudiada en raíces de otras clases de plantas. Poca agua entra por la región meristemática, probablemente, por la falta de xilema funcional para llevar agua y minerales lejos de ella. Más adelante, donde el xilema llega a ser funcional, se presenta suberización y lignificación de la hipodermis y la endodermis, lo que usualmente reduce la permeabilidad en las regiones más viejas (Kramer y Boyer, 1995). Según Azcon-Bieto y Talon (1993), el máximo de absorción se presenta en la zona radical próxima a la región meristemática, pero distal de la región de intensa cutinización y suberización.

Azcon-Bieto y Talon (1993), continúan afirmando que los pelos radicales pueden absorber agua pero, claramente, no son esenciales, puesto que las plantas cultivadas hidropónicamente, así como las plantas acuáticas, suelen carecer de ellos y tampoco están presentes en las raíces adventicias de bulbos, cormos o rizomas. Sin embargo, se sabe que los pelos radicales sirven para fijar las raíces primarias jóvenes a medida que penetran el suelo, y asimismo, segregan gotas de líquido conforme envejecen. Ambos efectos, a través de sus consecuencias en la rizosfera, pueden influir indirectamente en la absorción de agua y nutrientes. En especies leñosas, la mayor parte del sistema radical consta de raíces viejas muy suberizadas. Probablemente, gran parte del agua absorbida por estas raíces penetrará a través de las numerosas fisuras que se originan en la peridermis y felodermis que rodea el tejido vascular secundario.

4.2. Movimiento Radial del Agua a Través de la Raíz

El agua se mueve en la raíz en respuesta al gradiente establecido entre la solución del suelo y los elementos xilemáticos. El agua que entra en una raíz primaria ha de atravesar, primero, la epidermis e hipodermis (cuando está presente) y una capa cortical parenquimatosa con numerosos espacios intercelulares llenos de aire. Seguidamente pasa a la endodermis con la banda de Caspari y una vez en su interior, se mueve a través de una capa de periciclo, de varias células de grosor, antes de alcanzar el tejido vascular (Azcon-Bieto y Talon 1993).

Los mismos autores continúan planteando que, teóricamente, existen tres vías anatómicamente diferentes a través de las cuales podría moverse el agua. En primer lugar, la ruta externa del citoplasma vivo, es decir el continuo de paredes celulares, externo a la membrana celular, esta vía se denomina *apoplasto*. En segundo lugar, el agua puede atravesar la pared celular y el plasmalema, para luego entrar al citoplasma. Posteriormente se movería a lo largo del continuo citoplasmático a través de los plasmodesmos que conectan el citoplasma con las células adyacentes. Esta ruta, que representa la porción viva de la célula se denomina vía del *simplasto*. Finalmente, existe la posibilidad de que el agua atraviese tanto el plasmalema como el tonoplasto, de tal manera que la vacuola pasaría a ser una parte integral de la vía de transporte. Una vez que el agua ha atravesado la barrera endodérmica, continuará desplazándose por el cilindro central hasta que, finalmente, penetre en los vasos y traqueidas xilemáticos para moverse hacia la parte aérea.

4.3. El Concepto Unificador del Sistema Continuo Suelo-Planta-Atmósfera (SCSPA).

Azcon-Bieto y Talon (1993), basándose en las ideas relativas a la naturaleza continua de la vía del flujo de agua en las plantas (Gradmann, 1928) y en la aplicabilidad de una analogía con la ley de Ohm para describir ese flujo (Huber, 1924), afirman que, van den Honert (1948) propuso un modelo en el cual se pueden relacionar el flujo de agua, las fuerzas motrices y las resistencias al flujo como una circulación a lo largo de una cadena de compartimentos desde el suelo a la atmósfera, a través de la planta, que representa una caída de potencial en relación con una serie de resistencias. Este concepto de SCSPA ha proporcionado una estructura muy útil que ha permitido gran parte de la comprensión, en términos cuantitativos, de las relaciones hídricas en plantas durante los últimos años.

Estos mismos investigadores dicen que, la teoría de la tensión-cohesión constituye una explicación física y analítica del transporte xilemático en las plantas vasculares, pero continúa siendo cualitativa y, por tanto, no formula relaciones cuantitativas entre los fenómenos a los cuales se refiere (por ejemplo, entre transpiración y tensión –o potencial hídrico – de los vasos). Contrariamente a la teoría de la tensión-cohesión, el concepto del SCSPA puede ser calificado como fenomenológico en el sentido que utiliza un formalismo muy general, pero que tiene la ventaja de cuantificar algunos aspectos del transporte del agua a través del vegetal. Se trata, por tanto, de un esquema “explicativo”, que en cierta manera implica y prolonga la teoría de la tensión-cohesión.

El modelo describe el flujo de agua y los gradientes de potencial hídrico que se desarrollan en la planta como consecuencia de la transpiración. La vía del flujo líquido está unida desde el suelo a la hoja. El flujo en cada uno de los compartimentos es proporcional al gradiente de potencial hídrico en su interior y está inversamente relacionado con la resistencia al flujo en el compartimento. Este modelo participa de los aspectos estructurales de la arquitectura y biofísica de la planta. En cada compartimento están contempladas las consecuencias de sus características anatómicas. Así, por ejemplo, se puede observar el papel del xilema en el transporte de agua, pues su elevada conductividad específica (baja resistencia), permite el transporte a larga distancia, con una caída relativamente pequeña en el potencial hídrico. De esta manera, se impide la aparición de potenciales hídricos muy bajos en tejidos distantes, tales como las hojas, a pesar de la existencia, a lo largo de la vía, de compartimentos con resistencias elevadas (Azcon-Bieto y Talon 1993).

5. El balance de carbono en las plantas

El balance de carbono en las plantas se puede definir como el registro detallado de las ganancias y pérdidas de carbono que ocurren en las plantas, a través de los procesos de fotosíntesis y respiración, en un período de tiempo determinado (Amthor y McCree, 1990). Este es un método de análisis del crecimiento de las plantas introducido por McCree y Troughton (1966), que en vez de la materia seca, utiliza los flujos de carbono diarios en la planta completa, los cuales correlaciona directamente con el crecimiento.

5.1. Flujos de Carbono en las Plantas

5.1.1. Ganancias de carbono

La fotosíntesis es el proceso fisiológico responsable de la adquisición de carbono. En las plantas superiores la fotosíntesis puede ser definida como el proceso a través del cual el CO₂ que se encuentra en la atmósfera entra a la planta a través de los estomas y penetra al interior de los cloroplastos, en donde la energía derivada fotoquímicamente, es usada para asimilar el CO₂ en la formación de compuestos orgánicos (Amthor y McCree, 1990).

Según Nelson (1988), citado por Cadena (1997), la mayoría de estudios de tasas fotosintéticas se basan en la medición de tasas de intercambio de CO₂ en hojas individuales durante un corto período de tiempo, usualmente segundos (fotosíntesis aparente, fotosíntesis neta). Para ello se seleccionan las hojas más activas en la planta y se efectúan las mediciones bajo condiciones usualmente óptimas de luminosidad. Con este sistema de medición no se ha encontrado una relación directa entre las tasas fotosintéticas de hojas individuales y la producción total de la planta. Esto en contraste con el balance de carbono, que mide el flujo de carbono en la planta completa o la comunidad de plantas, con todos sus órganos fotosintéticamente activos o no (Cadena 1997).

5.1.2. Pérdidas de carbono

5.1.2.1. Fotorrespiración

La fotorrespiración se refiere a que durante el período de luz, parte del carbono que ya ha sido incorporado a través del proceso de fotosíntesis se pierde a la atmósfera debido a la capacidad de la enzima Ribulosa bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (Rubisco), de llevar a cabo reacciones tanto de carboxilación como de oxigenación del compuesto ribulosa 1,5-bisfosfato (RuBP). Esto representa una limitación en la asimilación del CO₂ y afecta negativamente las ganancias de carbono de las plantas y por tanto el balance de carbono, especialmente en ambientes en donde la concentración de O₂ es alta y la de CO₂ es baja, como es el caso del aire (21% de O₂ y 0.03% de CO₂). Lo anterior se presenta en especies con metabolismo fotosintético del tipo C₃ como es el caso de la mayoría de las ornamentales, en las que la alta concentración de O₂ ejerce una gran competencia con el CO₂ por el sitio de fijación en la enzima Rubisco (Salisbury y Ross, 1991).

5.1.2.2. Respiración

La respiración es un proceso a través del cual los compuestos orgánicos, formados a partir del CO₂ incorporado, son oxidados por una serie de enzimas en el citoplasma y las mitocondrias de las células vivas. La respiración es un proceso importante dentro del metabolismo vegetal, cuyas funciones son: producción de intermediarios (esqueletos de carbono) para el proceso de crecimiento, producción de energía y poder reductor para el crecimiento, el mantenimiento de la estructura, el

transporte intercelular y la asimilación de nutrientes (Penning de Vries et al., 1974). Durante la respiración el CO₂ es liberado de la planta o reasimilado por la fotosíntesis u otras reacciones de carboxilación.

5.1.2.3 Otras pérdidas

Además de las anteriores, pueden ocurrir pérdidas de carbono durante la abscisión de órganos, consumo por parte de herbívoros, volatilización de compuestos, liberación de exudados al suelo, y otras. La senescencia de tejidos resulta en reducciones de la cantidad de biomasa fisiológicamente activa. Un incremento en la cantidad de tejido muerto o senescente, sea que este se desprenda de la planta o no, es considerado como una pérdida de carbono funcional y por tanto una pérdida de carbono por parte de la planta Amthor y McCree, 1990).

5.2. Medición de los Componentes del Balance de Carbono

Amthor y McCree (1990) expresaron la ecuación del balance de carbono como una función de la producción de biomasa (ΔW) y la tasa de suplemento de sustrato así:

$$\Delta W/\Delta t = Y_g (\Delta S/\Delta t - mW) - L$$

en donde :

$\Delta W/\Delta t$ = tasa de incorporación de carbono como nueva biomasa, en g. C./día/planta (incorporación neta).

Y_g = eficiencia en la conversión de carbono para el crecimiento en g C (biomasa)/g. C (sustrato para el crecimiento)

$\Delta S/\Delta t$ = tasa de incorporación total de carbono a través del proceso fotosintético en g. C/día/planta (fotosíntesis total).

m = coeficiente de la respiración de mantenimiento en g C (sustrato)/g C (biomasa)/día

W = materia seca, en g C/planta

L = pérdidas de carbono debidas a procesos como la abscisión, acción de herbívoros y otros, en g. de C/planta

Esta medición del balance de carbono en las plantas, plantea algunos inconvenientes de tipo práctico. La principal dificultad radica en la estimación de las pérdidas de carbono debidas a respiración, ya que la actividad respiratoria está estrechamente relacionada con la tasa de crecimiento del tejido que se está midiendo, y la mayoría del tejido en crecimiento activo se encuentra, usualmente, en órganos no fotosintéticos, por lo tanto, las tasas respiratorias de las hojas no son representativas de las tasas respiratorias totales de la planta. Además, para determinar el balance de carbono se requiere un período mínimo de 24 horas, lo cual plantea dificultades con el uso de cámaras pequeñas en hojas individuales (Cadena 1997).

McCree (1986), propuso un método en el cual se encierra una planta completa o un grupo de plantas, incluyendo las raíces, dentro de una cámara y se utiliza un sistema abierto para el análisis del CO₂, con el cual se puede hacer un rastreo continuo de la planta durante 24 horas del día por un cierto período de tiempo, el cual fue descrito por Cadena (1997).

5.2.1 Cálculo del balance diario de carbono

Según Cadena (1997), la tasa de intercambio de carbono (CER) se calcula cada hora usando la siguiente ecuación:

$$(C_i - C_e) + C_j + C_n + CER = 0$$

en donde:

- C_i = cantidad de carbono que entra a la cámara (g. C/min)
- C_e = cantidad de carbono que sale de la cámara (g. C/min)
- C_j = cantidad de carbono inyectada al aire de entrada (g. C/min)
- C_n = cantidad de carbono que entra al sistema por contaminación (g. C/min)

Esta última cantidad se determina previamente, corriendo el sistema, durante varios días, sin planta al interior de la cámara y este factor se usa en la corrección automática de los datos. Cuando no existen fugas en el sistema, este valor es muy cercano a cero y puede despreciarse.

Igualmente, el anterior autor plantea que, durante el período de luz, la planta consume carbono dentro de la cámara y, por tanto, para mantener la concentración constante, se inyecta una cantidad igual a la consumida por la planta (C_j), de tal forma que C_i - C_e es igual a cero y CER, durante el período de luz, es negativo e igual a C_j. Durante el período de oscuridad la planta libera carbono y CER es positivo e igual a la diferencia C_i - C_e. Para obtener el valor total de consumo de carbono, se suman los valores de CER del período de luz (CER_d) y del período de oscuridad (CER_n) y con ellos se calculan los parámetros del balance de carbono para cada día así:

- a) Cantidad total de carbono incorporada (ΔS) = - (CER_d - CER_n)
- b) Cantidad neta de carbono incorporada (ΔW) = - (CER_d + CER_n)
- c) Cantidad de carbono liberada por respiración (ΔR) = (ΔS) - (ΔW)
- d) Eficiencia en el uso de carbono (CUE) = (ΔW) / (ΔS)

La respiración de crecimiento y mantenimiento en el balance de carbono diario se pueden separar matemáticamente usando el procedimiento descrito por Thornley (1976), y usando la ecuación, ya descrita :

$$\Delta W = Y_g (\Delta S - \Delta S_m) - L$$

Esta ecuación incorpora dos principios básicos: a) la ganancia diaria neta de sustrato de carbono en la planta para el proceso de crecimiento (ΔS_g), es igual a la entrada total de carbono ΔS menos los requerimientos de mantenimiento ΔS_m , y b) la ganancia neta diaria de sustrato de carbono para biomasa (ΔW), es igual a la ganancia diaria neta de sustrato de carbono para el proceso de crecimiento (ΔS_g), multiplicada por la eficiencia de la conversión (Y_g), la cual es una constante de proporcionalidad sin unidades, mientras que ΔS_m tiene las mismas unidades que ΔS y ΔW (g. C/día)

5.2.2 Medición del balance hídrico de la planta

En estudios hídricos es esencial, además del balance de carbono, poder caracterizar la tasa de intercambio de agua (WER o TIA) y el estado hídrico de la planta. Cuando se usan hojas individuales, se mide la tasa de transpiración, y la conductancia estomática se calcula del flujo y de la diferencia de concentración a través de la epidermis. En estudios de plantas completas, el WER (TIA) se mide por medio del uso de lisímetros. En el sistema de balance de carbono de la planta, ello se ha adaptado bajo condiciones controladas (Cadena 1997).

Este investigador, igualmente, amplía que, la materia que contiene la planta se suspende de una célula de carga (loadcell) que está anclada de las paredes de la cámara por medio de cadenas. La materia se pesa una vez cada hora, a través de la célula de carga y el cambio en la masa se considera igual a la WER (TIA) de la planta. Los valores horarios se suman y se obtiene el consumo total para las 24 horas (WL). La eficiencia en el uso del agua (WUE o EUA) se calcula dividiendo la ganancia neta de carbono entre la pérdida de agua ($\Delta W/WL$). La adición de nutrientes a través de la solución nutritiva ocasiona que los valores de WER (TIA), para esa hora, sean negativos, pero posteriormente estos valores pueden corregirse. El estado hídrico de las hojas y del suelo se pueden determinar a través de sicrometría

BIBLIOGRAFIA

AMTHOR, J. S. and MCCREE, K. J. Carbon balance of stressed plants: A conceptual model for integrating research results. In : Stress responses in plants: adaptation and acclimation mechanism. Wiley-Liss. Inc., 1990. p. 1-15

AZCON-BIETO, J. y TALON, M. Fisiología y bioquímica vegetal. Primera edición. Madrid: Interamericana McGraw-Hill, 1993. p.49-90.

BEYSCHLAG, W. R.; RYEL, J. and CALDWELL, M.M. Photosynthesis of vascular plants: Assessing canopy photosynthesis by means of simulation models. En : SCHULZE, E.D. and CALDWELL, M.M. (Ed.). Ecophysiology of photosynthesis. Berlín: Springer-Verlag, 1995. p. 409 -430.

CADENA, J. El balance del carbono en las plantas.. En: Técnicas experimentales para la evaluación de la fotosíntesis en las plantas. Corpoica, Subdirección de Investigación Estratégica. Programa Nacional de Ecofisiología Vegetal. Centro de Investigación Palmira. Abril 14 - 18, 1997. p 1 - 20.

KRAMER, P.J. and BOYER, J. S. Water relations of plants and soils. San Diego, California: Academic Press, 1995. 495 p.

MCCREE, K.J. Measuring the whole-plant daily carbon balance. En: *Photosynthetica*. Vol. 20, No. 2 (1986); p.82-93.

MCCREE, K.J. and TROUGHTON, J.H. Prediction of grow rate at different light levels from measured photosynthesis and respiration. En: *Plant Physiology*. Vol. 41 (1966); p.559-566.

PENNING DE VRIES, F.W.T.; BRUNSTING, A.H.M. and VAN LAAR, H.H. Products requirements and efficiency of biosynthesis: A quantitative approach. En: *Journal of Theor. Biology*. Vol.45 (1974); p.339-377.

SALISBURY, F.B. and ROSS, C.W. *Fisiología vegetal*. Traductor V. González. Revisor R. Palacios. Versión en español de la obra *Plant Physiology*. 4ed. México: Grupo Editorial Iberoamérica, 1991. 757 p.

THORNLEY, J.H.M. *Mathematical models in plant physiology*. New York: Academic Press, 1976. 261 p.