

Unidad 12 FISIOLOGÍA EN CONDICIONES DE ESTRÉS.

1. INTRODUCCION

Relaciones entre la planta y el medio.

Las plantas se encuentran sometidas en la biosfera a muy diferentes condiciones desfavorables, a las que sobreviven en tanto se lo permita la flexibilidad adaptativa de su genoma. En un sentido amplio unas determinadas condiciones ambientales son desfavorables en cuanto se apartan de las condiciones óptimas de crecimiento y multiplicación de la planta.

La **Ecología** estudia las relaciones recíprocas entre los organismos y su medio ambiente. La ecología vegetal a su vez se subdivide en **autoecología**, la cual se refiere al estudio de las relaciones recíprocas entre los individuos y su medio ambiente; y la **sinecología**, o sea el estudio de la estructura, el desarrollo, la función y las causas de la distribución de las comunidades de plantas.

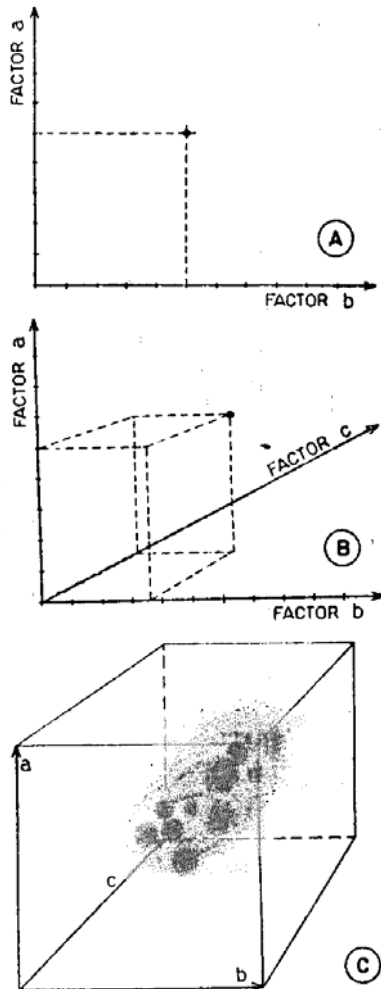
La Fisiología Vegetal trata de funcionamiento de los vegetales (el porqué y el cómo). El área donde se superponen la Ecología y la Fisiología se denomina **Ecofisiología**, que es equivalente a autoecología, por cuanto esta estudia a una planta aislada frente a las condiciones medio ambiente.

La **Fisiología** se interesa en comprender los mecanismos internos de las plantas, cuales son sus límites de respuesta cómo estos mecanismos pueden alterarse o modificarse por adversidades ambientales externas. Transitoriamente, una planta puede soportar condiciones adversas hasta la vuelta de las condiciones habituales a ella. Precisamente el objetivo de esta unidad de estudio es conocer que mecanismos desarrollan las plantas para soportar estas condiciones transitoriamente adversas y estudiar cómo esas condiciones provocan alteraciones funcionales, e incluso la muerte la planta.

En forma general ante condiciones adversas, las plantas pueden desarrollar dos tipos de mecanismos de respuesta. En uno la planta desarrolla funciones y estructuras que **contrarrestan** (o protegen de) las condiciones adversas y de forma que éstas no llegan, o llegan atenuadamente a la mayoría de las células. En el otro tipo de mecanismo, son más las células que **adaptan** sus funciones para que puedan operar en esas condiciones adversas, es decir, **resisten** esas condiciones. Con frecuencia en las plantas se dan simultáneamente los dos tipos de mecanismos de adaptación: **contrarrestar y resistir(o tolerar)**.

CONCEPTO DE ESTRÉS

Una planta que crece en condiciones óptimas se halla en situación de estrés cero. Esta situación implica que todos los factores (luz, nutrientes, agua, temperatura, oxígeno) están en su punto óptimo. Esta situación es improbable en las condiciones que crecen las plantas. Un parámetro que se aleja ligeramente del punto óptimo (sub-óptimo) y hace que una función se altere circunstancialmente y, poco después, vuelva a la normalidad o casi a ella, es frecuente en cualquier cultivo. **Homeostasis** es la capacidad que poseen los organismos de mantener sus funciones dentro de sus valores normales, cuando una perturbación moderada los desplaza de ellos.



2. ADAPTACIONES

Toda característica de un organismo o sus partes que tenga valor definitivo en lo que respecta a permitirle a dicho organismo existir en las condiciones de su hábitat, puede llamarse **adaptación**. Tales rasgos pueden asegurar cierto grado de éxito, ya sea permitiéndole a la planta hacer uso total de las cantidades de nutrimento, agua, calor o luz disponibles, o bien confiriéndole un alto grado de protección contra algunos factores adversos, como son las temperaturas extremas, la sequía y los parásitos. Al acumular adaptaciones, los organismos utilizan los recursos del planeta cada vez eficientemente, y al cabo de un prolongadísimo período de desarrollo, muchas, si no es que la gran mayoría de las características, de una especie son adaptativas. De hecho, se dice que **un organismo es "un paquete de adaptaciones"**.

En esta diversidad de adaptaciones algunas especies se han convertido en tolerantes a un factor estresante o a varios, mientras otras, son muy sensibles al mismo. La tolerancia o resistencia a un estrés puede cambiar a medida que la planta crece: ser sensible a las bajas temperaturas en el estado de plántula y volverse resistente en el de planta adulta.

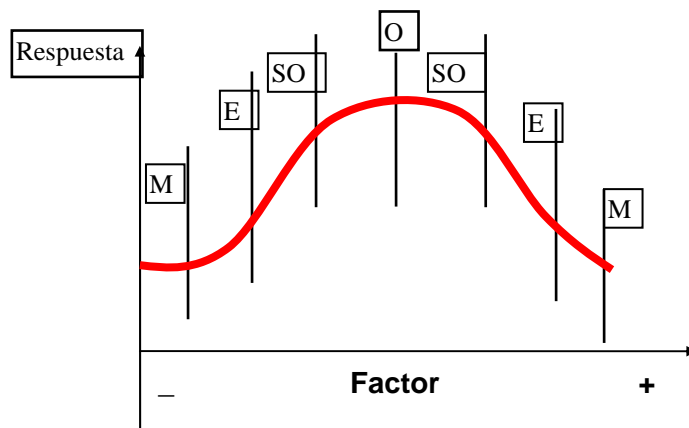
La falta de adaptación puede provocar el desmedro del organismo, o su muerte y aún la desaparición de la especie.

A la capacidad de adaptación de una especie se la denomina **plasticidad**

El **grado de variación** de un factor (más allá del punto subóptimo), inducido por el ambiente, es importante, como así también su **duración**.

El término **estrés** lleva implícito la idea de daño y aún la muerte de la planta o parte de ella, si se mantiene la perturbación.

Figura 1. Respuesta relativa R de un organismo vegetal ante la variación de un factor ambiental. Referencias: O : óptimo; SO : subóptimo; E : estrés; M : muerte.



Debe tenerse en cuenta que un organismo no responde ante un solo factor sino al conjunto de de ellos simultáneamente, por lo que cada especie ocupa un "nicho" espacial (hipervolumen o hiperespacio) definido por varios ejes (factores) que actúan simultáneamente.

2.1. Origen de las adaptaciones

La correspondencia entre la estructura y el funcionamiento y un hábitat en particular, obviamente no es casual. Hace tiempo que el hombre se ha interesado en explicarse como aparecieron estas adaptaciones. Actualmente se cree que la mayoría de las adaptaciones ocurren por la acción selectiva del medio ambiente que opera en forma de criba en las variaciones genéticas cuyos orígenes son estrictamente cuestiones de posibilidades.

Se pueden distinguir dos tipos principales de variaciones: las **inducidas por el ambiente** y las **genéticas**. Las primeras también conocidas como variaciones somáticas, modificaciones de caracteres adquiridos o no heredados, se dan en individuos (genéticamente iguales) que crecen en regiones diferentes, cuyas características (morfológicas) se desarrollan de acuerdo con el hábitat particular en el cual crecen. Las variaciones de naturaleza morfológica inducidas por el ambiente ocurren únicamente, como resultado de una exposición continua durante gran parte del ciclo de vida; pero los ajustes fisiológicos pueden aparecer en unos cuantos días.

Con frecuencia las variaciones de este tipo son benéficas y pueden clasificarse como **adaptaciones**. Por ejemplo la exposición a la sequía induce la resistencia a la sequía, el frío aumenta la resistencia al frío y una sombra desigual estimula la flexión hacia la luz brillante. El teorema de Chatelier puede expresarse para los fenómenos biológicos como sigue : toda intensificación de un factor ambiental tiende a incrementar la resistencia de un organismo a una intensificación mayor de dicho factor. Por ejemplo: *Ludwigia peploides* (verdolaga de la isla) y *Echinochloa polystachya* (Canutillo) presentan formas muy diferentes cuando crecen en el agua o en la tierra. Estas plantas difieren en apariencia especialmente en el tamaño de sus partes vegetativas (tamaño y forma de hojas), en el número de tallos (grosor y consistencia) y erguimiento, no obstante, pertenecen a un tronco genético esencialmente homogéneo. En estos casos se habla de *ecofeno de agua* y *ecofeno de tierra*, para indicar que se trata de la misma especie adaptada a uno u otro hábitat.

La importancia ecológica de la **plasticidad fenotípica** reside en el hecho de que está relacionada con los tipos de hábitats que puede ocupar una especie, ya que tiende a hacerla adaptable a más de un hábitat. Las plantas anuales y especialmente las malezas poseen una plasticidad superior al promedio.

Una de las aplicaciones agronómicas de este concepto es la prueba de variedades (alfalfa, trigo, maíz) en los Ensayos Comparativos de Rendimiento (ECR) que se realizan anualmente en distintas zonas del país con un mismo protocolo (ej. siembra cada 15 días en un período de 4 meses) para probar la adaptación y plasticidad de las especies en distintos ámbitos geográficos, y su rendimiento. A partir de estos ensayos surgen las recomendaciones de fechas óptimas de siembra y de variedades.

Las variaciones genéticas son irreversibles y ocurren únicamente por cambios en la estructura de los genes (recombinación, hibridación, mutaciones).

El origen de las variaciones genéticas está sujeto a las leyes de las probabilidades, pero, a medida que se desarrolla la especie, los valores relativos de los materiales hereditarios se afirman cada vez más ocasionando que la supervivencia, la maduración y la reproducción no sean definitivamente aleatorias. Si el nuevo carácter es nocivo, el organismo tiene menos éxito que otros de su misma clase, y por lo tanto no es factible que el cambio se mantenga. Si bien la innovación constituye una ventaja para el receptor, existen mayores posibilidades de supervivencia que las normales. Por lo tanto la selección natural, que opera en las variaciones genéticas aleatorias, tiende a producir nuevas formas cada vez más adaptadas al hábitat.

Los caracteres mejorados por la selección natural crean una gran armonía entre el organismo y el ambiente, lo que constituye la única explicación para los innumerables casos de similitud ecológica entre las especies taxonómicamente distintas.

3. FACTORES QUE CAUSAN ESTRÉS

3.1. Altitud

3.2. Déficit de agua

3.2.1. Resistencia a la sequía

- Evitación del estrés
- Tolerancia al estrés

3.3. Temperatura

3.3.1. Estrés provocado por bajas temperaturas

3.3.2. Estrés provocado por altas temperaturas

3.4. Salinidad

3.4.1. Estrés provocado por el exceso de sales

3.1. ALTITUD

A alturas grandes sobre el nivel del mar, se dan una serie de factores que afectan al funcionamiento de las plantas, algunos específicos de las grandes alturas y otros comunes. Entre los factores ambientales de las grandes alturas tenemos: altos valores de radiación (infrarroja, visible y ultravioleta), bajas temperaturas, grandes fluctuaciones de temperatura, frecuentes situaciones de sequedad. Además de una serie de factores más específicos como : baja tensión de CO₂ y de oxígeno y vientos intensos.

La alta radiación permite altas velocidades de fotosíntesis y así estas plantas requieren altos valores de iluminación para saturar la fotosíntesis. Por la posibilidad de la alta radiación ultravioleta, las plantas de las zonas altas tienen una cutícula muy gruesa, que además de atenuar la transpiración, supone un potente filtro contra la radiación ultravioleta. Esta, produce mutaciones en células somáticas y germinativas, que en general resultan letales.

Por el ambiente frecuentemente seco, las plantas de grandes alturas, presentan caracteres xeromorfos. Su fotosíntesis es del tipo C₃, pues las temperaturas son bajas, pero igualmente tienen valores de intensidad luminosa para la saturación de la fotosíntesis, sensiblemente más altos que las C₃ de menor altitud. El viento intenso contribuye a una elevada pérdida de agua por transpiración, y además puede ocasionar rotura de tallos, etc. Así, estas plantas normalmente tienen hojas pequeñas, que ofrecen poca superficie al viento. Viento, sequedad y bajas temperaturas, son los tres factores más frecuentemente determinantes de las adaptaciones a las grandes alturas.

3.2. DEFICIENCIA Y EXCESO DE AGUA

Balance del agua en las plantas terrestres. Caracteres adaptativos.

Se piensa que las plantas primitivas se originaron en los mares donde fenómenos como la transpiración, la marchitez o la sequía no existen por naturaleza. Cuando las plantas comienzan a poblar la tierra, el problema fue mantener el control de la pérdida de agua, a fin de mantener el contenido de agua del protoplasma necesario para el mantenimiento de sus funciones vitales. En el medio terrestre las plantas deben resistir una pérdida casi continua de agua hacia la atmósfera; por lo tanto el paso hacia la tierra sólo fue posible cuando se desarrollaron adaptaciones eficaces para estas nuevas condiciones.

Como la absorción y la pérdida de agua son los fenómenos que regulan el balance de agua de la planta, las adaptaciones en estas dos direcciones se hicieron necesarias. Por una parte, se desarrolló una cubierta casi impermeable de tejidos con cutina o suberina los cuales mitigaron enormemente los riesgos de transpiración y paralelamente debieron desarrollarse estructuras especiales (estomas) para permitir el intercambio gaseoso. Por otra parte evolucionaron las raíces y los rizoídes, que son órganos muy eficaces en la extracción de humedad del suelo. En las plantas acuáticas el sistema radical no es un problema para la absorción de agua en cambio en las terrestres que crecen en suelos drenados deben tener un sistema de raíces bien ramificado y de rápido crecimiento para obtener el agua para el crecimiento.

La relación entre el agua absorbida y el agua perdida es llamada balance hídrico o balance del agua en la planta, que se cuantifica correctamente como potencial agua. La absorción y transpiración están controlados por el medio y por las plantas. Los factores externos se relacionan a:

- Cantidad de agua disponible para la absorción
- Intensidad de los factores que estimulan la transpiración

Los aspectos internos del balance de agua dependen de las características funcionales y estructurales del cuerpo de la planta las cuáles a veces tienden a disminuir o a agravar las naturales limitaciones del medio. Por ej. Las coníferas poseen un insuficiente sistema de conducción (traqueidas) razón por la que la mayoría son de lugares húmedos, pero la alta cutinización y estomas protegidos de sus hojas, hace que la pérdida sea poca y las plantas puedan salir de hábitat húmedo (adaptarse a otros ambientes).

Cuando los factores limitantes no son tan severos (ej. Selva tropical) se obtiene una mayor diversidad de configuraciones (bioformas) y comportamientos fisiológicos. Por el contrario, cuando las condiciones se hacen limitantes (ej. desiertos secos o fríos) la diversidad queda limitada y se hallan formas biológicas muy especializadas de tal forma que la estructura de las plantas está muy influenciada por las condiciones del balance de agua según las condiciones en que crece, siendo también afectados los fenómenos fisiológicos, pero en menor proporción.

Clasificación de las plantas basadas en sus relaciones con el agua.

Caracteres adaptativos anatómicos, morfológicos y fisiológicos.

Los ecólogos desde hace mucho tiempo han estado interesados en clasificar a las plantas teniendo en cuenta su relación con el agua, porque en definitiva el factor limitante número uno de la producción o de la productividad biológica, es la presencia o no de agua. Donde existe buena disponibilidad de agua se da una alta productividad biológica. Cuando el agua falta, disminuye la diversidad de plantas, disminuye la productividad y sólo viven formas biológicas muy especializadas. El agua en definitiva condiciona los tipos de vegetación sobre la superficie de la tierra.

En general se reconocen tres grandes grupos o tipos de plantas **Hidrófitas, Xerófitas y Mesófitas.**

HIDROFITAS

Las plantas vasculares acuáticas (también llamadas macrófitas o hidrófitos) tienen gran interés biológico desde varios puntos de vista; por su peculiar fisiología, su extraña y elegante anatomía, por su heterofilia, sus vistosas flores, sus adaptaciones a condiciones adversas (nivel fluctuante de las aguas, principalmente) o su respuesta al ambiente, etc. (Lallana, 1983). Los ambientes isleños del río Paraná son muy diversos y con un gran número de especies adaptadas a condiciones cambiantes. En el cuadro N° 1 se presentan las características más destacables que diferencian a las plantas terrestres de las acuáticas sumergidas.

CUADRO N°1. Principales características diferenciales entre plantas acuáticas sumergidas y terrestres.

Característica	Acuática sumergida	Terrestre
+ Porte	Flexible	Erecto
+ Tejido Sostén	Poco desarrollado	Muy desarrollado
+ Absorción de gases O ₂ y CO ₂ disueltos del agua		Del aire
+ Estomas	No poseen(o atrofiadas)	Tienen
+ Epidermis y cutícula	Delgada (1 sólo capa)	Más gruesa, con ceras, cutinas.
+ Hojas (tej, mesófilo)	Reducido, condicionado por el Coef.Ext.Luz.	Mesófilo amplio, varias capas células
+ Tej. conducción	Poco desarrollado	Muy desarrollado
+ Espacios íntercel.	Muy desarrollados(70% de la superficie)	Desarrollo normal en hojas.
+ Absorción de Nutrientes	Por cutícula y raíces	Por raíces
+ Sistema radical	Poco desarrollado	Muy desarrollado
+ Relación Superficie/Volumen hojas	ALTA (hojas divididas)	Hojas enteras
+ Ambiente	Menor amplitud térmica	Gran amplitud térmica

Asimismo, mencionaremos algunas características de las **plantas de interfase, o anfibias, o hidrófitos emergentes**. Estas poseen gran amplitud de nicho, estando adaptadas a vivir bajo condiciones ambientales muy cambiantes (Períodos de mucha humedad - anegamiento del suelo) y con períodos de seca (napa freática por debajo de los 50 cm). En el primer caso se comportan funcionalmente como plantas acuáticas y en el período de seca como mesófitas. Poseen estomas, tejido aerénquimático en tallos, hojas y rizomas, lo que le permite almacenar aire (O₂ y CO₂.) internamente para la fotosíntesis y respiración en los períodos críticos (inundación). Estas plantas generalmente desarrollan rizomas como forma de perpetuación, que le sirve además, para superar las etapas críticas del crecimiento (muerte o corte de la parte aérea por factores naturales o antrópicos).

Otro grupo importante, son las plantas **acuáticas flotantes libres** que poseen entre otras las siguientes características: estomas bien desarrollados en algunos casos, utilizan el O₂ y CO₂ del aire. Normalmente tienen ceras y pelos para evitar ser mojadas en su superficie, las raíces tienen una cofia bien desarrollada como consecuencia de la escasa resistencia al crecimiento que existe en el medio. Es visible a simple vista (ej. repollito de agua y camalote) pudiendo alcanzar 1 ó 2 cm de longitud. Estas plantas transpiran agua en gran cantidad. Las pérdidas de agua por evapotranspiración del "camalote" (*Eichhornia crassipes*) pueden llegar a ser entre 2 y 3 veces superiores con respecto a las pérdidas de una superficie de agua libre (Lallana, et al 1987). Otra adaptación importante de estas plantas es la flotabilidad que poseen debido al gran desarrollo de tejido aerénquimático, principalmente en hojas (lámina y pecíolos)

y tallos. Las modificaciones son principalmente respuesta al excesivo contenido de agua, muchas veces asociado a una disminución en el contenido de oxígeno.

Clasificación y definición

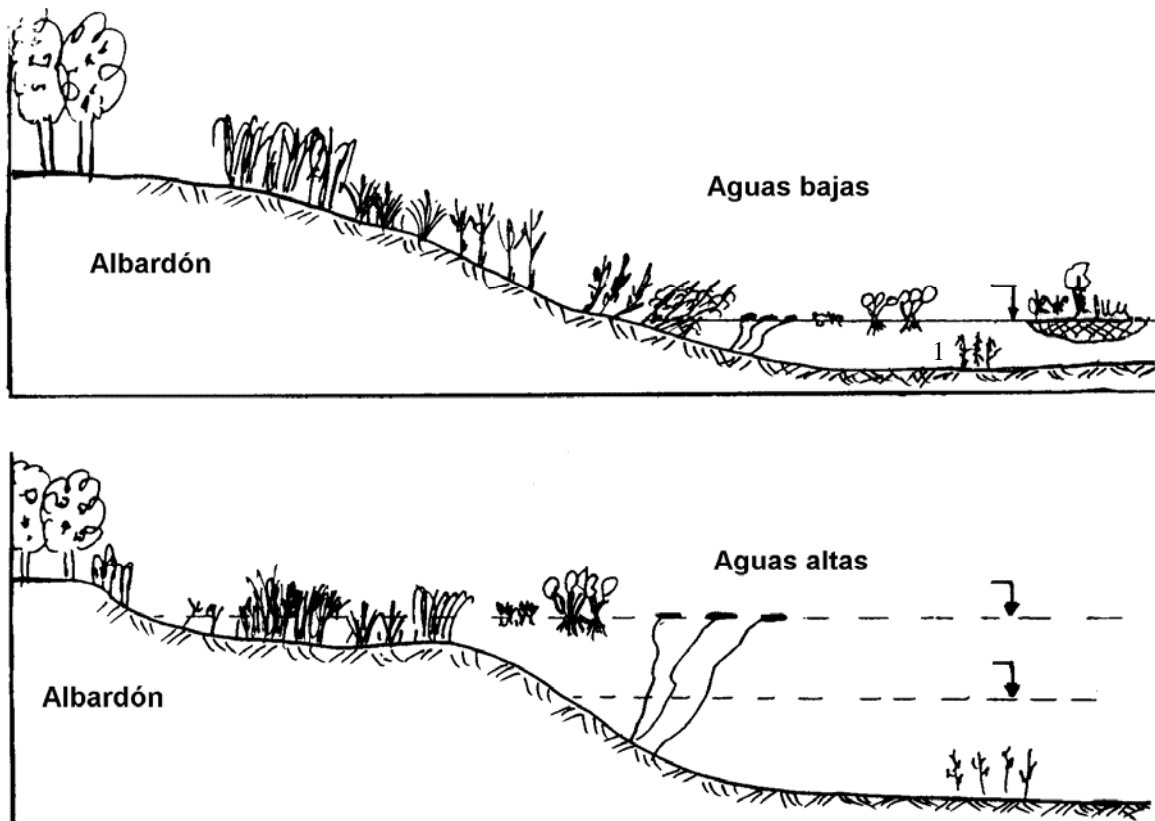
Se han intentado numerosas clasificaciones de las hidrófitas, todas basadas en su ubicación respecto al espejo de agua, si son libres o arraigadas (Hutchinson, 1975). En general conviene una definición realista como la propuesta por Weaver y Clements "Los hidrófitos son plantas herbáceas vasculares que crecen en el agua, en suelos cubiertos por agua o en suelos saturados". Tomando como base la clasificación propuesta por Sculthorpe (1967) se propone la siguiente:

1. HIDROFITOS ADHERIDOS AL SUSTRATO

- 1.1. Sumergidos
- 1.2. Con hojas flotantes
- 1.3. Emergentes
- 1.4. Flotantes enraizadas
 - 1.4.1. Gramíneas acuáticas
 - 1.4.2. Otras plantas

2. HIDROFITOS FLOTANTES LIBRES

Figura 2. Perfil esquemático de la posición relativa de las distintas formas biológicas de los hidrófitos. Los números hacen referencia a la codificación propuesta en la clasificación.



Ejemplos de hidrófitos

1.1. **Sumergidos:** Normalmente se desarrollan hasta profundidades de 5 m como máximo (Dependen de la penetración de luz). Pueden o no tener rizomas. Ej. *Elodea densa*; *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton spp.*

1.2. **Con hojas flotantes:** Crecen en suelos sumergidos entre 0,20 m y 2 m. Pueden ser rizomatosas (Ej. *Nymphaea*, *Nymphoides humboltianum*, *Ludwigia peploides*, *Victoria regia*) o estoloníferas con tallos rastreros que producen hojas flotantes con cortos peciolo (*Potamogeton natans*)

1.3. **Emergentes:** (plantas de interface). Ej. *Typha angustifolia*, *Solanum glaucophyllum*, *Scirpus californicus*.

1.4. **Flotantes enraizadas:** Con características de plantas terrestres y acuáticas. Generalmente perennes, rizomatosas, con hojas y tallos flotantes.

1.4.1. **Gramíneas acuáticas:** Ej. *Echinochloa polystachya*, *E. helodes*, *Paspalum repens*, *Panicum elephantipes*.

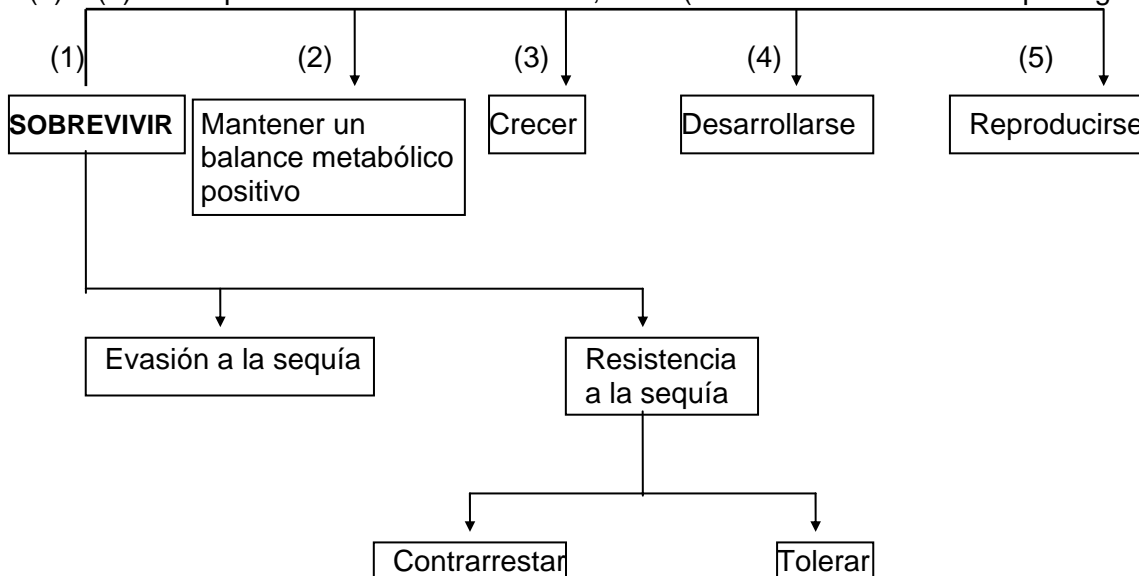
1.4.2. **Otras.** Ej. *Pontederia cordata*, *Eichhornia azurea*.

2. **Hidrófitos Flotantes Libres:** De muy diversas formas, plantas estoloníferas, arrojadas o disminuidas a un simple tallo. Ej. *Pistia stratiotes*, *Salvinia herzogii*, *Azolla caroliniana*, *Eichhornia crassipes*, *Limnobium laevigatum*, Flia. Lemnáceas. La mayoría se reproducen en forma vegetativa de manera muy efectiva, aunque también lo hacen por vía sexual (Lallana, 1987,1989).

XEROFITAS

Las xerófitas son tan numerosas como las hidrófitas y difieren en forma y estructura mucho más que éstas. Son las típicas plantas de áreas desérticas y se desarrollan bajo diferentes condiciones de sequía. Son plantas que crecen sobre sustrato que generalmente no contienen agua útil para el crecimiento a una profundidad de al menos 20 cm durante la estación normal de crecimiento.

Xerofitismo es la capacidad de una planta para vivir (o completar su ciclo) en un clima seco (1) a (5). El esquema está tomado de Levitt, 1963 (Environmental Control of plant growth)



Clasificación:

- **Efímeras:** * Son plantas que completan su ciclo en un tiempo muy corto.
* Resisten la sequedad atmosférica pero no la del suelo

- * Pasan el período seco en forma de semilla.
 - * Son de pequeño tamaño, grandes tallos en relación a la raíz
 - * Completan su ciclo en un tiempo muy breve
- Ej. Rosa de jericó (*Anastatica hierocuntua*)

- **Suculentas** * Tienen proliferación de células parenquimáticas, las que agrandan sus vacuolas y reducen el tamaño de los espacios intercelulares.
 - * Almacenan grandes cantidades de agua
 - * Baja tasa de transpiración en la estación seca
 - * La succulencia puede ocurrir en raíces (*Ceiba parviflora*), tallos (cactus) y hojas (*Agave*, *Mesembrianthemum*)
- **Xerófitas verdaderas** * La escasez de agua las lleva a:
 - Reducir la pérdida
 - Aumentar la capacidad de absorción
 - Poseen la capacidad de que su protoplasma viva en dormancia cuando hay pérdida de agua.

Esta condiciones las llevan a tener características morfológicas y fisiológicas que se pueden resumir en:

1. Penetración rápida y profunda de las raíces absorbente
2. Sistema radical muy extenso, muy desarrollado. Alta relación R/T
3. Alta tensión osmótica y tolerancia a la desecación (-15 a - 30 bares)
4. Capacidad para disminuir la transpiración a nivel extremadamente bajo durante la permanente marchitez.
5. Reducción del tamaño de las hojas
6. Reducción del tamaño de las células
7. Estomas dentro de criptas estomáticas, cubiertos de pelos
8. Epidermis altamente cutinizada o cerosa.

MESÓFITAS

Son plantas que habitan en lugares, donde, por lo general, no presentan deficiencia ni exceso de agua. En general se las puede dividir en dos grandes grupos: plantas de sol y plantas de sombra. A pesar de no tener características propias marcadas, ellas también son consecuencia de la adaptación al medio. Poseen raíces ramificadas, pelos radicales abundantes y la relación R/T es similar. Las hojas presentan epidermis transparente, poco cutinizada, son de color verde oscuro y los estomas se hallan en ambas caras y sus células oclusivas muestran el máximo de capacidad para el movimiento.

Las mesófitas puestas en condiciones de sequía, modifican su morfología y sus condiciones fisiológicas, en comparación con plantas que crecen en condiciones óptimas.

Déficit de agua por sequía

La escasez de agua en el ambiente - por debajo de los valores medios normales- se considera sequía, que puede ser transitoria o periódica. Las plantas que crecen en un ambiente árido normalmente presentan una escasez de agua crónica o permanente.

En la planta, la escasez de agua puede provocar el fenómeno denominado **estrés hídrico**. Se la puede definir como una tensión ambiental a que está expuesta la planta, que según sea intensidad, oportunidad y duración puede producir desde lesiones leves, alteraciones metabólicas, hasta la muerte de órganos y del individuo (Soriano, 1982). Se considera que las pérdidas de rendimiento de los cultivos provocadas por el estrés hídrico excede probablemente a la suma de todas las pérdidas por otros factores.

Los organismos adaptados a la aridez y la sequía poseen mecanismos procesos, estructuras y estrategias que le confieren a ciertas plantas su aptitud para evitar la sequía o para tolerarla, ya sea impidiendo la deshidratación o conservando sus funciones vitales a pesar de ella. Lo que en realidad evita o tolera la planta gracias a sus adaptaciones es el estrés hídrico derivado de un balance agua desfavorable (Soriano, 1980).

Procesos o mecanismos que se alteran bajo condiciones de estrés y que son usados para evaluar la resistencia (Soriano, 1981): Potencial agua, Contenido Relativo de agua, la expansión foliar, la actividad de la fotosíntesis, la estabilidad de la clorofila, el contenido de Prolina, germinación bajo condiciones de estrés, conductancia estomática.

Según Hsiao, el estrés progresivo (potencial agua entre -1 y - 15 atmósferas) afecta , por orden de sensibilidad los siguientes procesos:

- Crecimiento celular
- Síntesis de la pared celular
- Síntesis de proteínas
- Síntesis de clorofila
- Abertura de estomas
- Fotosíntesis
- Respiración
- Alteraciones hormonales (aumento de ABA; disminución de Cinetinas)
- Prolina

Ver Figura 3. (Pág. siguiente)

Entre los mecanismos procesos y estructuras que confieren ventajas a ciertas plantas frente a la aridez y la sequía, los hay de muy variada complejidad, enumerándose algunos de ellos:

- Comportamiento de las membranas y las macromoléculas celulares
- Las propiedades elásticas de la pared celular
- Ajuste osmótico
- El comportamiento de los estomas
- La producción de ABA
- Los cambios en la orientación de las hojas
- La fijación del carbono por la vía CAM
- La estructura y funcionamiento de los sistemas subterráneos
- Los procesos de dormición o reposo
- Los caracteres morfológicos de hojas y tallos que reducen la pérdida de agua.
- La relación Raíz :Tallo
- La regulación del ciclo de vida y del tamaño de órganos y del individuo, según la disponibilidad de agua.

Figura 3. Sensibilidad al déficit de agua de procesos fisiológicos.

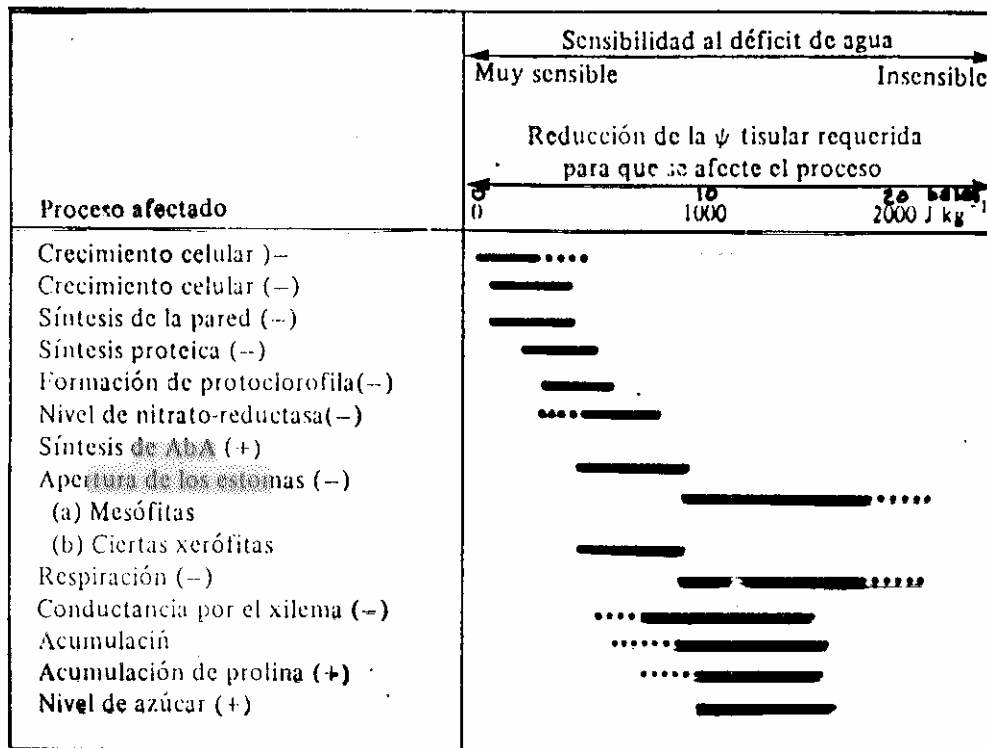


Figura 3.12. Resumen de la sensibilidad de los procesos vegetales al déficit de agua. Las líneas representan los niveles en que el proceso se ve afectado, el nivel se expresa como la reducción de ψ por debajo del existente en plantas con buena disponibilidad de agua que crecen en condiciones de demanda evaporatoria moderada (de -400 a $-500\ J\ kg^{-1}$). Los signos de más denotan que el déficit de agua causa un incremento, en tanto que los signos de menos indican una disminución en la tasa del proceso. De Hsaio, T. C., Acevedo, E., Feveres, E. y Henderson, D. W. (1976). *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 273, 470-500, quien cita las fuentes originales.

-Medida de la resistencia a la sequía
 - Rusticación
 -Causas de la muerte por deshidratación
Estos temas consultarlos en Sivori, et al. 1980 (Fisiología Vegetal) Pág. 366-371.

La sequía es, sin duda, la **condición ambiental transitoria y extrema** a que más frecuentemente se ven sometidas las plantas. Las plantas han desarrollado múltiples mecanismos de defensa contra la desecación. Los límites entre condiciones habituales y no habituales de sequedad en las plantas son, por este motivo, difíciles de trazar. Cuando se abordó el tema transpiración, se vieron los mecanismos que emplean las plantas para reducir la transpiración en condiciones de sequedad que van desde el control de la apertura y cierre de estomas hasta la reducción del número de estomas, de la expansión foliar, estomas hundidos, cutículas más gruesas, entre otros.

Deshidratación de los tejidos y algunas consecuencias fisiológicas

Las plantas superiores son **homeohídricas** y tienden a mantener su potencial hídrico por encima del de su ambiente. Una característica general del protoplasma es su capacidad de desecarse en estado de reposo sin perder la vida. Líquenes, musgos, polen y semillas sobreviven a estados de desecación de hasta el 1 - 3 % de la saturación.

En condiciones normales, las plantas pueden perder el 28-77 % de su contenido de agua de saturación. Una moderada deshidratación elástica es normal en todas las plantas y la transpiración no se reduce marcadamente hasta que la planta comienza a marchitarse.

La pérdida de turgor tiene como consecuencia la inhibición del crecimiento, el cierre de los estomas, la disminución del espacio intercelular y cambios en las propiedades de la membrana.

- El **alargamiento de las células** es inhibido por la deshidratación antes y más severamente que la fotosíntesis o la respiración. La división de la célula es menos sensible a la deshidratación que el alargamiento.
- Una ligera deshidratación es improbable que afecte directamente la velocidad de los procesos metabólicos, pueden esperarse efectos indirectos si el flujo de CO₂ y O₂ **es limitado** por un cierre parcial de los estomas debido a la pérdida de turgencia.
- La deshidratación inhibe la reacción de Hill y la fosforilación cíclica en algodón.
- Los **pigmentos fotosintéticos** son afectados también por la deshidratación debido a una reducción en el contenido lamelar de las proteínas de la clorofila a/b en maíz.
- Cuando el estrés hídrico induce el cierre de los estomas provoca el cese de la fotosíntesis. Por el mismo motivo también se ve reducida la respiración (se afecta el intercambio gaseoso).
- El pleno turgor hace que las células incrementen su volumen, redondeen su pared que empujándose unas a otras incrementa los espacios intercelulares. Inversamente, durante la deshidratación desde la completa turgencia, las paredes se relajan y contactan unas con otras en un área superior al tiempo que el aire intercelular es expulsado fuera. Debido a la pérdida de espacio intercelular inducido por la deshidratación, la **resistencia física del mesófilo al flujo de gases se incrementaría**.
- El pleno turgor de las células induce un incremento en el tamaño de los poros de la membrana por donde difunden iones o ácidos carboxílicos.
- La marchitez acelera el envejecimiento de las hojas al **disminuir la síntesis de proteínas**. Predominan los procesos de hidrólisis de proteínas con formación de aminoácidos (asparagina, glutamina).
- **Acumulación de Prolina:** Tras la degradación de las proteínas se producen péptidos, aminoácidos, amidas y bases volátiles. Todos los aminoácidos están representados en menor proporción que la esperada por su presencia en las proteínas excepto la **prolina** que excede ampliamente lo esperado. La acumulación de prolina se debe a la inhibición de su normal oxidación a glutamato en hojas marchitas y a la síntesis a partir de sus productos de degradación.
- No todas las plantas acumulan **prolina** tras el estrés hídrico.
- Uno de los primeros efectos de la marchitez es el incremento de los retardantes del crecimiento y la disminución de los promotores. El **incremento de ABA** se produce por nueva síntesis, expresado fuertemente en hojas jóvenes y disminuye con la edad. Durante el estrés tanto **ABA** como **prolina** se acumulan en las hojas hasta 6 y 3 veces respectivamente.

Estrés por inundación

Las inundaciones causadas por lluvias o desbordes temporarios de ríos y arroyos, son comunes en todo el mundo y afectan a los cultivos implantados en esos suelos en forma parcial o total, según su duración e intensidad. Cuando un suelo se inunda, se limita enormemente el intercambio gaseoso y se dan condiciones de anoxia, afectando el crecimiento de las raíces y de las plantas.

Las primeras reacciones de las plantas ante esta situación son: el cierre de los estomas, la reducción de la fotosíntesis y la respiración aeróbica, disminución de la permeabilidad radical, decremento de la absorción de nutrientes minerales, alteraciones del balance hormonal (aumento de etileno y ABA), clorosis y abscisión foliar. También se pueden presentar reacciones de tipo morfológico, como la hipertrofia de las lenticelas y la formación de aerénquimas.

3.3. TEMPERATURA

3.3.1. Estrés provocado por bajas temperaturas

Quizá después de la desecación, las bajas temperaturas parecen ser la causa más frecuente de muerte en las plantas. En cualquier caso o no de la capacidad de soportar bajas temperaturas, es una causa fundamental de la distribución de las plantas en la biosfera y un problema de primera magnitud en la agricultura. La capacidad de soportar bajas temperaturas, es así enormemente variable de unas plantas a otras. Mientras la mayoría de las plantas tropicales mueren cuando se exponen a temperaturas entre 0 y 5 °C, e incluso sufren daños graves por temperaturas entre 10 y 12 °C, plantas árticas pueden sobrevivir a temperaturas de -40 °C e incluso algo menores. La severidad del tratamiento con bajas temperaturas, depende también del tiempo de exposición y dentro de una misma planta del tejido.

Normalmente, en los estudios de muerte y adaptación de plantas a bajas temperaturas, se distingue si éstas quedan por encima o por debajo del punto de congelación del agua de la planta.

Aunque la velocidad de los procesos metabólicos está influida fuertemente por la temperatura, es difícil imaginar como una disminución de la misma, que no llega a la congelación del agua puede provocar la muerte de tejidos, e incluso de toda la planta. Parece entonces lógico pensar que la sensibilidad a las bajas temperaturas reside en las membranas. En efecto éstas, y principalmente por su bicapa lipídica son una estructura semifluida, cuya mayor o menor fluidez, está controlada por su composición lipídica y por la temperatura. Es lógico pensar que el grado de fluidez de una membrana es fundamental para el funcionamiento apropiado de los sistemas de transporte localizados en ella, para el funcionamiento de los sistemas enzimáticos (respiración, fosforilación, etc.), y para que funcione como una barrera física que impida el paso libre de componentes celulares. Según la temperatura normal de vida de una planta ésta adopta una determinada composición lipídica de las membranas, para que tengan la apropiada fluidez. Un descenso moderadamente rápido de la temperatura, no permite una adaptación de la composición lipídica de las membranas a la nueva situación, con lo que éstas se hacen más cristalinas, menos fluidas, con todas las consecuencias funcionales que esto lleva consigo. De estas consecuencias funcionales las más graves parecen ser las que se refieren a la baja producción de ATP, y aún más al libre paso de sustancias a través de las membranas. La salida de sus componentes determina el colapso del funcionamiento de las células y su muerte.

Por otra parte si la velocidad de enfriamiento es muy lenta, o las plantas se tratan antes a temperaturas moderadamente bajas, da tiempo a que las células adapten la composición lipídica de sus membranas, aumentando la proporción de ácidos grasos no saturados, para impedir un cambio excesivo de su fluidez. Esto permite a las plantas adaptarse a soportar ambientes más fríos, dentro de los márgenes de síntesis relativa de ácidos grasos no saturados que les permita su genoma.

Si la temperatura baja tanto que se forman cristales de hielo en la planta, ésta o parte de sus células pueden morir en forma diferente según la velocidad de enfriamiento. Si el enfriamiento es lento, se congela primero el agua de los espacios extracelulares, lo que determina un aumento de la concentración de los solutos y por lo tanto una salida del agua de las células y

pérdida de su turgencia. Si el proceso continúa, se crean todos los síntomas de la desecación y ésta es la causa de la muerte. En las plantas herbáceas tolerantes al frío, el hielo se forma en los espacios intercelulares, pero rara vez en el citosol.

Si el enfriamiento con congelación es brusco, se forman, incluso dentro de la célula (citoplasma), cristales de hielo, cuyo crecimiento rompe la subestructura celular, las membranas y la ordenación estructural de muchas proteínas. La célula muere por la pérdida de componentes a través de las membranas rotas y por la pérdida de funcionamiento de sus proteínas.

Muchas plantas tienen meristemos subterráneos, al abrigo de las bajas temperaturas del aire, que les permiten reiniciar el crecimiento cuando cesa el período frío.

De todas formas la mayor parte de las especies que sobreviven a muy bajas temperaturas, lo hacen porque toleran (o resisten) la formación de hielo dentro de ellas. En general, herbáceas adaptadas a climas fríos y árboles de bosques boreales, se forma hielo en los espacios intercelulares sufriendo las células una intensa deshidratación y quedando en estado de inactividad metabólica, del que salen por hidratación cuando sube la temperatura. En ningún caso parece que las células puedan sobrevivir a la formación de hielo dentro de ellas.

3.3.2. Estrés provocado por altas temperaturas

La adaptación a ambientes secos suele ir asociada con resistencia a elevadas temperaturas, debido a la elevación de temperatura que en la planta provoca una baja transpiración. Pero, además ocurre que los climas secos suelen ser también cálidos.

La mayoría de las plantas superiores mueren por exposición a temperaturas de entre 45 y 50°C. Algunas xerófitas verdaderas pueden sobrepasar ligeramente estos límites y sobrevivir. En general, incluso temperaturas de entre 35 y 40°C causan daños graves en las plantas no aclimatadas a ambientes calurosos.

Los mecanismos por los que las altas temperaturas provocan la muerte de las plantas, pueden ser variados. En forma general, si la elevación de la temperatura es brusca, la muerte se produce por una desnaturalización de las proteínas que cuando afecta a algunas enzimas claves, resulta fatal para la célula.

Cuando la elevación de la temperatura se produce de una forma más lenta, diversos procesos químicos, catalizados enzimáticamente o no, se aceleran, acumulándose sustancias tóxicas. Es frecuente en este sentido, la intoxicación por amonio liberado por una elevación lenta y prolongada de temperatura.

Además de por desnaturalización, los niveles de una enzima pueden disminuir por un desequilibrio, a elevadas temperaturas, entre su velocidad de formación y su velocidad de degradación, en favor de la última. La resistencia de las plantas a elevadas temperaturas puede residir en varios factores:

- a) Una aceleración de la velocidad de los procesos biosintéticos con las elevadas temperaturas, para compensar la elevada velocidad de los procesos degradativos, especialmente de proteínas. Esta adaptación supone un recambio rápido de materiales y por lo tanto, un elevado consumo energético por la planta.
- b) La producción de formas enzimáticas (isoenzimas) más resistentes a la desnaturalización, debido a su particular estructura primaria y en consecuencia espacial.
- c) Una más rápida velocidad de reconversión del amonio liberado, en aminoácidos y en otras formas orgánicas nitrogenadas.

Se ha demostrado que un brusco cambio de temperatura (28 a 41°C) en un lapso de 30 minutos induce la síntesis de nuevas proteínas, denominadas **proteínas del golpe de calor (HSP)** y se reprimen las normales. Estas enzimas (HSP) parecen desempeñar un papel importante en la protección de enzimas y ácidos nucleicos de la desnaturalización térmica.

Los mecanismos de evitación o protección, como adaptación a las elevadas temperaturas, no son frecuentes. Cuando se produce una elevación moderada de temperatura se produce para compensarla, un aumento de la transpiración. Si ésta es excesiva, se cierran estomas para proteger la pérdida de agua. Si todavía progresa la elevación de temperatura se puede descontrolar el mecanismo de apertura y cierre estomático, se abren de nuevo los estomas y aumenta otra vez la transpiración. De nuevo vemos como los efectos de las altas temperaturas y ambientes secos se dan juntos y, en consecuencia las adaptaciones a ellos deben contemplar mecanismos comunes.

3.4. SALINIDAD

3.4.1. Estrés provocado por el exceso de sales

A diferencia de la mayoría de los animales, la mayoría de las plantas no necesita sodio y, además, no pueden sobrevivir en aguas salobres o suelos salinos. En esos ambientes, la solución que rodea a las raíces a menudo posee una más alta concentración de solutos que la célula de la planta y por lo tanto el agua tiende a salir de las raíces por -ósmosis. Aún si la planta es capaz de absorber agua enfrenta problemas adicionales debido al elevado nivel de iones sodio. Si la planta absorbe agua y excluye a los iones de Na, la solución que rodea a las raíces se torna aún más salada, incrementando la probabilidad de pérdida de agua a través de las raíces. La sal puede incluso concentrarse tanto, que forma una costra alrededor de las raíces, bloqueando de modo efectivo la entrada de agua. Otro problema es que los iones de sodio pueden entrar en la planta con preferencia a los iones de K⁺, privando al vegetal de un nutriente esencial e inhibiendo algunos sistemas enzimáticos.

Sin embargo, algunas plantas -conocidas con el nombre de HALOFITAS- pueden crecer en medio salino, como desiertos, marismas y áreas costeras. Todas estas plantas han desarrollado mecanismos para sobrevivir en medios con alta concentración de sodio y para alguna de ellas el Na parece ser un nutriente necesario. Las adaptaciones de las halófitas varían. En muchas de estas plantas, la bomba de Na-K parece desempeñar un papel importante en el mantenimiento de una baja concentración de Na dentro de las células, asegurando simultáneamente que una suficiente cantidad de potasio entre en la planta. En algunas especies, la bomba actúa principalmente en células de la raíz, bombeando sodio hacia el medio circundante y K hacia el interior de la raíz. Se piensa que la presencia de iones Ca⁺⁺ (en la solución del suelo) es esencial para el funcionamiento efectivo de este mecanismo.

La sal más frecuente es el ClNa, pero los suelos salinos pueden contener cantidades considerables de otras sales como: SO₄Na₂, SO₄Mg, SO₄Ca, Cl₂Mg, ClK y CO₃Na₂.

La sensibilidad de las plantas a la salinidad del suelo es muy variable y en muchos casos la exposición a condiciones salinas puede inducir a las plantas a cierto grado de tolerancia. Entre las plantas cultivadas, las de remolacha, tomate, arroz, etc. son conocidas como relativamente tolerantes a salinidad. En cambio, leguminosas, plantas de cebolla, etc., son muy sensibles. (Ver Cuadro 2).

Cuadro 2. Tolerancia a la salinidad de alguna plantas cultivadas (Adaptado de Montaldi, 1996).

Sensibles	Moderadamente sensibles	Moderadamente tolerantes	Tolerantes
-----------	-------------------------	--------------------------	------------

Porotos	Lechuga, espinaca	Remolacha	Dátil
Zanahorias	Tréboles, alfalfa	Soja, Trigo	Gramón (Cynodon d.)
Cebolla	Batata, papa	Sorgos	Algodón
Duraznero	Maíz	Zapallo	Cebada
Naranja	Arroz	Raygrass perenne	

Otras halófitas captan sodio a través de la raíz pero lo secretan o lo aíslan del citoplasma vivo (lo almacenan en vacuolas) del cuerpo de la planta. En la *Salicornia*, una bomba Na-K (o una variante de esta) actúa en las membranas de las vacuolas de las células foliares. Los iones Na entran en la célula, pero inmediatamente son bombeados al interior del vacuolo y aislados del citoplasma. En esas plantas la concentración de solutos de los vacuolos es superior a la del medio, estableciendo el necesario potencial osmótico para la entrada de agua a la raíz. En otros géneros, la sal es bombeada hacia los espacios intercelulares de la hoja y luego secretada al exterior por la planta. En *Distichlis palmeri* (gramínea) la sal exuda a través de células especializadas (no los estomas) hacia la superficie de la hoja.

En *Atriplex* las sales concentradas por glándulas especializadas y bombeadas al interior de vejigas. Las vejigas se expanden a medida que la sal se acumula y, finalmente, estallan. La lluvia o la marea lavan la sal.

Se destaca que la resistencia a la salinidad de las **halófitas** y las glicófitas (la mayoría de las cultivadas), muy tolerantes, gastan energía en mantener un balance osmótico equilibrado y excluir, en ciertos casos, la entrada de iones. La energía extra, necesaria para compartimentalizar los iones (membrana - citoplasma - vacuola) y el uso de carbono con la finalidad de sintetizar solutos orgánicos para la regulación osmótica, explica en reducido crecimiento de las halófitas.

Según la evidencia actualmente disponible (Barceló et al. 1980), la adquisición de la capacidad de soportar altas concentraciones salinas, reside fundamentalmente en la operatividad de sistemas de transporte activo de Na⁺ en plasmalema o en tonoplasto, y sólo en menor medida, de la alta concentración de solutos en el citoplasma sobre el funcionamiento de los procesos metabólicos.

Otras condiciones extremas del suelo puede residir en sus posibles valores extremos de pH. Este, puede tener un efecto directo sobre la actividad de las permeasas de la raíz, o indirecto solubilizando elementos nutritivos o elementos tóxicos del suelo. La mayoría de las plantas crecen en un rango de pH entre 3 y 9. Cada planta requiere un pH óptimo para su crecimiento, pero este factor es muy cambiante en el suelo lo que hace que la planta deba soportar permanente ajustes y desajustes de este factor, cambiando temporalmente la disponibilidad para la planta de hierro, fosfato y otros nutrientes.



NOTA: El presente documento elaborado por el Prof. Titular fue revisado en su primera versión en junio de 1997. El mismo contempla todos los puntos de la Unidad Temática N° 14 del programa vigente. Para su redacción se tuvo en cuenta la **Bibliografía Consultada**, a la cual el alumno puede recurrir para ampliar los temas, muchos de los cuales están tratados en forma de síntesis o resumen de los aspectos más importantes. En algunos casos se hizo referencia concreta a la cita bibliográfica, en otros se transcribieron párrafos completos de libros de texto. Este documento sin la bibliografía pertinente carece de valor.

Oro Verde, Paraná, 18 de junio 1997.

BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

- Bidwell, R. 1979. Fisiología Vegetal. AGT Editor S.A.. 784 p.
- Coll, J. B.; Rodrigo, G.N.; García, B. S. y Tamés, R, S. 1980. Fisiología Vegetal. Editorial Pirámide, Madrid, 750 p. Cap. 36 pág. 618-632.
- Curtis, H. 1985. Biología. 4ta. Ed. Panamericana, Bs. As. 1255 p.
- Daubenmire, E.M. 1979. Fisiología Vegetal. Tratado de autoecología de plantas. LIMUSA. México. 496 p.
- Hsiao, T.C. 1973. Plants responses to water stress. Ann. Rev. Plant Physiology, 24: 519-570.
- Hutchinson, G.E. 1975. A treatase of limnology. Vol III. Limnological Botany. J. Willey & Sons, N.Y., 660 p.
- Kornody, E.J. 1973. Conceptos de ecología. Alianza editorial, Madrid. 248 p.
- Lallana, V.H. 1987. Evaluación de la fructificación en *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms.-Laubach ("camalote"). Bol.Asoc.Cienc.Nat.Litoral, 7(1):5-10.
- Lallana, V.H. 1989. Aspectos reproductivos del repollito de agua (*Pistia stratiotes* L.) en ambientes leníticos del río Paraná medio. Iheringia Ser. Bot., Porto Alegre (39):37-54.
- Lallana, V.H.; Sabattini, R.A. y Lallana, M. del C. 1987. Evapotranspiration from *Eicchornia crassipes*, *Pistia stratiotes*, *Salvinia herzogii* and *Azolla caroliniana* during summer in Argentina. J. Aquatic Plant Manage. 25:48-50.
- Lallana, V. H.; Marta, M. C. Y Sabattini, R. A. 1981. Macrófitas acuáticas del valle aluvial del río Paraná Medio. Revisión crítica. (p.81-135). EN: Estudio ecológico del río Paraná Medio, INALI , Santo Tome, 135 p.
- Lallana, V.H. 1983. Las plantas acuáticas: su importancia. Bol Asoc.Cienc.Nat.Litoral3(2):26-29
- Milthorpe, F.L. y Moorby, J. 1982. Introducción a la fisiología de los cultivos. Hemisferio Sur, Bs. As. 259 p.
- Montaldi, E.R. 1995. Principios de Fisiología Vegetal. Ediciones Sur, La Plata. 298 p. Cap.XVII pp. 247-255.
- Moss, B. 1980. Ecology of freshwaters. Blackwell Sci. Pub., Oxford, UK. 332 p.
- Sculthorpe, C.D. 1967. The biology of aquatic vascular plants. London, Edward Arnolds. 610p.
- Siedel, P. 1996. Tolerance responses of plant stress. The unused reseerve in plant protection ? Plant Research and Development, 44 : 81-99.
- Soriano, A. 1980. Ecofisiología del stress en las plantas. Rev. Fac. de Agronomí 1(1):1-12.
- Soriano, A. 1982. La adaptación de las plantas a la sequía. Anal. Acad. Nac. Cs. Fis. Nat. 34: 95-110.
- Soriano, A. y Montaldi, E. 1980. Relaciones Hídricas. p. 319-371. En: R. Sivori, E.M.; Montaldí, E.R. y Caso, O. H. Fisiología Vegetal. Hemisferio Sur, Buenos Aires, 681 p.

