

# INTERACCIONES SUELO-AGUA-RAIZ EN EL PROCESO DE ABSORCIÓN DE AGUA POR LAS PLANTAS

Edmundo Acevedo H.<sup>1</sup>

## ABSTRACT

The soil-water-root interactions are analyzed within the context of the soil water absorption by annual crops. Root growth, the quantification of the water absorbed by the roots, the factors determining the absorption of water by the crop and the relative importance of root growth as compared to soil water movement in soil water availability are considered.

It is concluded that the characteristics and dynamics of the root system are major factors in the water absorption process of annual crops, specially under dry land conditions.

## INTRODUCCIÓN

La mayoría de las especies vegetales obtienen el agua del suelo. El agua se mueve a través del suelo, penetra al interior de las raíces y pasa a la parte aérea desde donde casi la totalidad pasa a la atmósfera por el proceso de transpiración. En su conjunto, el agua del suelo, planta y atmósfera constituye un continuo en el que ésta se desplaza de acuerdo a gradientes de energía. El proceso es de naturaleza física en el sentido de que no utiliza en forma directa la energía metabólica de la planta.

El estado hídrico de las plantas, dentro de cierto límite, es el resultado del intercambio de agua entre dos fuentes principales, el agua del suelo y de la atmósfera. Si la planta pierde más agua a la atmósfera de la que absorbe, se produce un déficit hídrico.

Recepción de originales: 6 de noviembre de 1978. <sup>1</sup>Ing. Agr., M.Sc., Ph. D., profesor Suelos. Fac. Agronomía, Univ. de Chile. Casilla 1004, Santiago.

BOL. TEC. 44:17-25, 1979. FAC. AGRON. UNIV. CHILE.

El suministro de agua a las plantas se produce a través de una interacción entre el sistema radicular y el agua del suelo. La tasa de crecimiento radicular, las características del sistema radicular y las propiedades hidráulicas del suelo, constituyen factores importantes que afectan el proceso de absorción. La forma en que intervienen estos factores han sido objeto de investigación intensa durante los últimos quince años (14, 15, 16, 31, 32, 34, 35, 11, 27, 3, 44, 38, 39,4,5,33,12,23).

En este trabajo se analizan los procesos de crecimiento radicular en relación al agua, el movimiento del agua en el suelo hacia las raíces y las interacciones que dan como resultado la absorción de agua por las plantas.

### *Crecimiento radicular en relación a la disponibilidad de agua*

El crecimiento radicular está determinado por factores genéticos y del medio. Entre los factores del medio se destacan las propiedades físicas y químicas del suelo, además de las variables que afectan el desarrollo aéreo del cultivo. Estas últimas pueden alterar drásticamente el crecimiento de las raíces debido a su dependencia de los productos de fotosíntesis proporcionados por la parte aérea (9).

Desde un punto de vista físico, el crecimiento radicular depende en gran medida del agua. El potencial de presión,  $\psi_p$ , o turgor en el interior de las células, proporciona la fuerza necesaria para la elongación celular. En el tejido en

elongación, la componente axial de esta fuerza es la que empuja la caliptra a través del suelo.

La literatura muestra análisis detallados de los factores que afectan el crecimiento radicular (48, 10). La discusión se orientará hacia el efecto del agua como generadora de la fuerza necesaria para la elongación radicular.

#### *Efecto del agua en el crecimiento radicular*

En el crecimiento radicular, como en cualquier otro proceso fisiológico que depende de la elongación celular, el agua tiene una participación fundamental al proporcionar la fuerza que produce la expansión. Esta acción del agua se puede visualizar en forma conceptual considerando una ecuación derivada originalmente por Lockhart (29) y que con posterioridad ha sido ampliamente utilizada en estudios de elongación celular (20, 21, 19, 25). La ecuación establece que la tasa de elongación celular es proporcional al potencial de presión que se desarrolla en el interior de la célula en elongación por sobre un valor umbral. El valor umbral es el mínimo  $\psi_p$  (potencial de presión) que se requiere para producir una deformación plástica en las paredes celulares. La ecuación es de la siguiente forma:

$$TE = E_g (\psi_p - \psi_{p,u}) \quad [1]$$

donde TE es la tasa de elongación celular;  $E_g$ , un factor de proporcionalidad que agrupa a todos los factores que actúan en el crecimiento celular, con excepción del turgor, y conocido como "extensibilidad celular";  $\psi_{p,u}$  es el potencial de presión mínimo necesario para que se produzca una deformación plástica a nivel celular.

Tanto  $E_g$  como  $\psi_{p,u}$  son variables (25). Para el caso de crecimiento radicular, la ecuación anterior debe modificarse para incluir el impedimento mecánico del suelo al proceso de crecimiento. El impedimento mecánico puede visualizarse como una presión desde el suelo hacia la raíz, es decir, como una reacción del suelo ante su deformación impuesta por el crecimiento de la raíz. Greacen y Oh (19) propusieron la siguiente modificación:

$$TE = E_g [\psi_p - (\psi_{p,u} + \sigma_n)] \quad [2]$$

En esta ecuación,  $\sigma_n$  es la presión externa del suelo sobre las células en crecimiento de la raíz.

El valor de  $\psi_p$  no se puede medir directamente, y para células en elongación se supone que vale  $(\Psi - \psi_s)$  donde  $\Psi$  es el potencial total del agua y  $\psi_s$ , el potencial de solutos. Es decir, se ignora el valor del potencial mátrico en el interior de la célula, que normalmente es despreciable en estos casos (49, 8). Reemplazando el valor de  $\psi_p$  en la Ecuación 2 se obtiene.

$$TE = E_g (\Psi - \psi_s - \psi_{p,u} - \sigma_n) \quad [2a]$$

$\Psi$  y  $\psi_s$  son valores negativos, en consecuencia, de acuerdo a la Ecuación 2a la elongación celular en las raíces se producirá sólo si se cumple la relación

$$\psi_s < [\Psi - \psi_{p,u} - \sigma_n] \quad [2b]$$

Un aspecto importante de esta relación es que indica que el crecimiento radicular puede ocurrir dentro de una gama de valores de  $\Psi$  y  $\sigma_n$  siempre y cuando la condición 2b se cumpla. Al respecto existen algunas evidencias experimentales que indican que al producirse déficit hídricos en las plantas, junto con una disminución del valor de  $\Psi$  hay una disminución de  $\psi_s$ ; de manera que  $\psi_p$  se puede mantener dentro de valores relativamente altos. Este comportamiento de los componentes del potencial del agua se ha observado en diferentes especies y órganos: en raíces de plántulas de arveja (19) en hipocotilos de soya (30), en hojas y raíces de maíz (1, 2) en hojas de sorgo (13, 26), en hojas de manzanos (18). La disminución en  $\psi_s$  observado junto al déficit hídrico es, en parte, debido a un aumento real del nivel de los solutos en las células, como fue demostrado por Acevedo (1), Jones y Turner (26), Acevedo *et al.* (2).

El potencial de presión umbral,  $\psi_{p,u}$  necesario para producir deformación plástica en la pared celular, por otra parte, es variable y tiende a disminuir en la medida que baja el valor de  $\psi_p$  como lo señalan datos presentados por Green y Cummins (24) para coleoptilos de centeno; por Hsiao *et al.* (25) para hojas de sorgo, y como se puede inferir de los datos de Greacen y Oh (19) para raíces de plántulas de arveja.

El impedimento mecánico que el suelo presenta al crecimiento radicular ( $\sigma_n$  en la ecuación 2a) aumenta para un mismo suelo al disminuir el contenido de humedad de éste (Carson (10)). El valor de  $\sigma_n$ , puede convertirse en

el factor dominante en el crecimiento radicular, como lo señalan datos de varios investigadores (43,22).

Se puede observar que existen en la literatura resultados conflictivos sobre los efectos del agua en el crecimiento radicular. Algunos autores han encontrado una disminución en la tasa de crecimiento radicular en la medida que se desarrolla un déficit hídrico en las plantas (17); otros señalan que el crecimiento radicular es muy poco sensible a cambios en el contenido de humedad del suelo (19, 36, 41), y aún otros señalan un aumento en el crecimiento radicular con un déficit hídrico en la planta (47). Las discrepancias en las conclusiones de estos autores pueden tener diversas explicaciones. En primer lugar, el crecimiento radicular depende, como se mencionó, del medio donde se desarrolla la parte aérea de la planta, el cual puede variar entre los diferentes experimentos. Otra consideración es que las diversas especies o variedades pueden tener una diferente capacidad para disminuir el valor de  $\psi_s$  en las raíces en crecimiento y, por lo tanto, en la capacidad de generar el valor necesario de  $\psi_s$  para la extensión radicular. En tercer lugar, el aumento de  $\sigma_n$ , generalmente asociado a disminuciones en el contenido de humedad del suelo produce una disminución en la tasa de crecimiento radicular sin que este necesariamente corresponda a una disminución del crecimiento radicular producido por un déficit hídrico de la planta. En otros términos, plantas que crezcan en medios con diferentes valores de  $\sigma_n$  pueden presentar crecimientos radiculares diferentes, aun cuando el estado hídrico de estas plantas sea similar. En pocos estudios donde se ha mantenido el valor de  $\sigma_n$  constante y se ha variado el potencial total del agua en el suelo (19, 43), los datos señalan que el crecimiento radicular es poco sensible a disminuciones del potencial de agua en el suelo hasta valores del orden de -7 bares. Esta baja sensibilidad del crecimiento radicular a déficit hídricos moderados es de fundamental importancia para una continua y profusa exploración del suelo por parte de las raíces, en especial bajo condiciones de secano (24), permitiendo que éstas se elonguen y absorban el agua a mayores profundidades. La Figura 1 muestra valores experimentales de crecimiento radicular en maíz en un suelo que no fue regado a lo largo de toda la estación. Como se aprecia, el crecimiento radicular

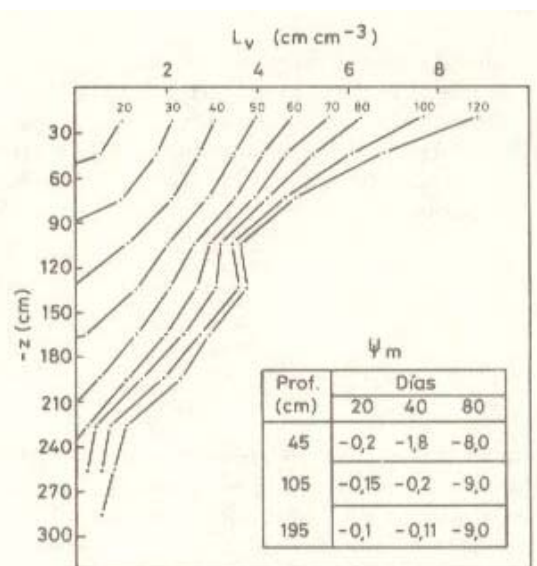


Figura 1. Densidad radicular,  $L_v$ , vs. profundidad de suelo a diferentes días después de la siembra. Las determinaciones se realizaron utilizando el método de Newman (34) en un cultivo de maíz que no se regó en toda la temporada. Los números en las curvas indican días después de la siembra. Las cifras del Cuadro señalan valores de potencial mátrico del suelo,  $\psi_m$ , en bares (Acevedo (1)).

se mantiene prácticamente inalterado, a pesar de la disminución de los potenciales matrices del suelo, lo que permitió a las plantas explorar el suelo y absorber agua a través del tiempo.

#### Cuantificación del proceso de absorción de agua por las plantas

La absorción de agua por las raíces de las plantas se ha estudiado comúnmente en el pasado a partir de cambios en el contenido de humedad del suelo (9), dentro de la zona radicular. Trabajos realizados considerando el movimiento del agua en el suelo, sin embargo, han demostrado que este método puede sobre o subestimar la cantidad de agua absorbida (3, 28), debido a los flujos de agua que salen o entran a la zona radicular o a aquella parte del sistema radicular en estudio. Estos flujos se producen dentro y fuera de la zona radicular en respuesta a gradientes de potencial del agua en el suelo.

La metodología se ha modificado considerando estos flujos y utilizando la ecuación de conservación o ecuación de continuidad. En el

caso más simple, que se presentará acá, se supone que el agua se mueve a través del suelo en la dirección vertical y el agua absorbida por las raíces se calcula como un término residual en la ecuación de conservación. La ecuación utilizada es la siguiente:

$$\frac{\partial \theta}{\partial t} = \frac{\partial j}{\partial z} - \frac{\partial q}{\partial t} \quad [2]$$

donde  $\theta$  es el contenido volumétrico de humedad del suelo ( $\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ ),  $t$  es el tiempo (seg),  $J$  es el flujo de agua en el suelo ( $\text{cm seg}^{-1}$ ),  $Z$  es la coordenada vertical (cm) y  $q$  representa el

agua absorbida por las raíces ( $\text{cm}^3$  de agua/  $\text{cm}^3$  de suelo).

El flujo de agua en el suelo se puede obtener a partir de la ecuación de Darcy conociendo la conductividad hidráulica del suelo  $K$ , en función de  $\theta$ , el contenido volumétrico de humedad y el potencial hidráulico,  $\Psi$ , del suelo (componente mátrico más gravitacional) en función de la profundidad del suelo y del tiempo (véase, por ejemplo, Benavides, Acevedo y Fritsch (7)). Con estos antecedentes es posible calcular el término de absorción de agua por las raíces en la Ecuación 3 (42,46,6,1). El cálculo considera una función única  $K(\theta)$ , es decir, ignora fenómenos de histeresis (40).

El perfil de suelo se puede discretizar en capas y la Ecuación 3 se puede integrar para cada una de ellas:

$$\int_{z_1}^{z_2} \frac{\partial q}{\partial t} dz = Q_z = -J(z_2) + J(z_1) - \int_{z_1}^{z_2} \frac{\partial \theta}{\partial t} dz \quad [4]$$

donde  $J(Z_1)$  y  $J(Z_2)$  son los flujos de agua en el suelo evaluados a las profundidades  $Z_1$  y  $Z_2$ , respectivamente, y  $Q_z$  es la tasa de absorción de agua por las raíces en la capa de suelo comprendida entre las profundidades  $Z_1$  y  $Z_2$  al tiempo  $t$ .

De acuerdo a la ecuación de Darcy:

$$J(Z) = -K(\theta)_z \left[ \frac{\partial \Psi}{\partial z} \right]_z \quad [5]$$

donde  $K(\theta)_z$ , es la conductividad hidráulica a la profundidad  $z$  ( $\text{cm seg}^{-1}$ ), y  $\Psi$  es el potencial hidráulico del suelo (cm).

Este método de cálculo de la absorción de agua por las raíces es, en principio simple, sin embargo, hay una dificultad práctica para su aplicación en el sentido de que se requiere el conocimiento de la función  $K(\theta)$  para el perfil del suelo. La conductividad hidráulica es en extremo sensible a cambios en el contenido de humedad del suelo (véase por ejemplo, Benavides *et al.* (7), así para un suelo franco puede desplazarse

en un orden de magnitud ante cambios en el contenido volumétrico de humedad ( $\theta$ ) del suelo de  $0,05 \text{ cm}^3/\text{cm}^3$  en el rango húmedo ( $\Delta\theta = 0,40$  a  $0,45$ ). Para un suelo arenoso desplazamientos similares en el valor de  $K$  se observan con fluctuaciones de  $\theta$  de  $0,01$  a  $0,02 \text{ cm}^3/\text{cm}^3$ . La gran variabilidad espacial presente normalmente en los suelos agrícolas (37) y la posible relación histerética  $K(\theta)$  agravan este problema.

A pesar de las limitantes, el método ha sido utilizado con relativo éxito (11, 3, 42, 46, 1).

La Figura 2, de Acevedo (1), muestra la dinámica de absorción de agua de un cultivo de maíz con el sistema radicular en crecimiento. La distribución radicular para las diferentes fechas es aquella que aparece en la Figura 1. Los datos muestran que el máximo de absorción se desplaza hacia abajo en el perfil del suelo, en la medida que el sistema radicular crece y el suelo se va secando en las capas superiores. Por otra parte, en el caso de un suelo húmedo, la absorción de agua está íntimamente relacionada a la distribución de raíces en el perfil, como se observa en la Figura 3.

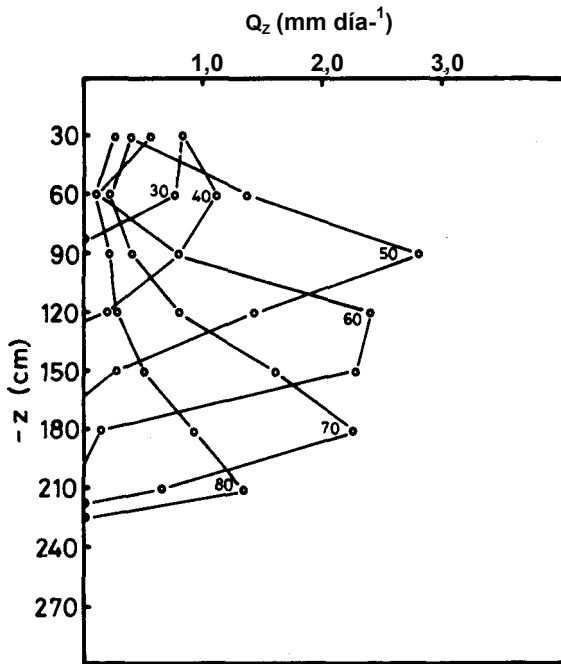


Figura 2. Perfiles de absorción de agua cu un cultivo de maíz que no se regó en toda la temporada. Los números en las curvas indican días después de la siembra. La absorción de agua por las raíces,  $Q_z$ , se calculó utilizando la Ecuación 4. (Acevedo(1)).

*Factores que determinan la absorción de agua por las raíces*

La absorción de agua por las raíces está determinada por la densidad radicular, que afecta la distancia media entre raíces, la distancia desde la cual se tiene que mover el agua hasta llegar a la superficie de la raíz y la cantidad de agua absorbida por largo unitario de raíz; por  $K(\theta)$  que afecta la tasa a la que el agua se mueve a través del suelo hacia la raíz y por el gradiente de potencial del agua entre el suelo y la raíz, que constituye la fuerza necesaria para que el agua fluya.

Si se desea resolver la Ecuación 3 para predecir la absorción de agua, se necesita una expresión para el agua absorbida por las raíces. Gardner (14) consideró las raíces como un receptáculo lineal e infinitamente largo con propiedades uniformes de absorción de agua y hacia el cual el agua se mueve en forma radial, resolvió la ecuación de continuidad para condiciones transientes suponiendo un valor de  $K$  constante. La solución obtenida (14) fue muy similar a la solución dada a esta ecuación para el flujo de

agua a un pozo bajo condiciones de equilibrio dinámico. Gardner concluyó que la absorción de agua por las raíces podría aproximarse mediante una sucesión de absorciones en equilibrio dinámico. La solución particular para este caso a la ecuación de continuidad bajo condiciones de equilibrio dinámico es:

$$q' = -2\pi K \left( \frac{\Psi_r - \Psi_o}{\ln\left(\frac{M}{a}\right)} \right) \quad [6]$$

donde  $q'$  es el volumen de agua absorbida por largo unitario de raíz y por unidad de tiempo ( $\text{cm}^3 \text{cm}^{-1} \text{seg}^{-1}$ ),  $\Psi_r$  es el potencial del agua en la superficie de la raíz,  $\Psi_o$  el potencial del agua en el punto medio entre raíces vecinas,  $M$  es la distancia media entre raíces (dado por la Ecuación 10) y  $a$  es el radio de la raíz.

$Q_z$  y  $q'$  están relacionados por

$$Q_z = L_v * \Delta Z * q'$$

donde  $\Delta Z$  es el grosor de la capa de suelo en consideración, además,

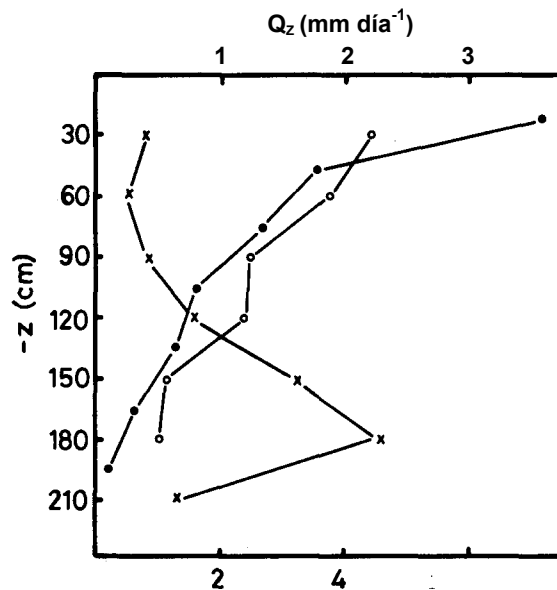


Figura 3. Absorción de agua por las raíces de un cultivo de maíz regado semanalmente (00) y de un cultivo no regado (X X) setenta días después de la siembra. La figura presenta además el perfil radicular del cultivo regado a esa fecha (••) (Acevedo(1)).

$$Q_z = -(\Psi_r - \Psi_0)/(b/k) \quad [8]$$

donde

$$b = \ln(M/a)/2\pi * L_v * \Delta Z \quad [9]$$

En la Ecuación 8 (Feddes y Rijtema (11)), se observa que la resistencia del suelo a la absorción de agua por las raíces está dada por  $b/k$ .

Taylor y Klepper (45), sometieron a prueba las suposiciones de la Ecuación 6 y concluyeron que eran razonables.

Las ecuaciones 8 y 4 se pueden combinar para calcular las resistencias del suelo y de la raíz al movimiento del agua, suponiendo que el agua se mueve a través de las raíces desde cada profundidad del suelo por vías que se conectan en la base del tallo y conociendo el potencial del agua en este punto. Esta suposición daría una estimación mínima de la resistencia radicular. El Cuadro 1 muestra estos cálculos para un cultivo de maíz regado (1). El cuadro señala que la resistencia radicular (R raíz) disminuye al aumentar  $L_v$  y que la resistencia del suelo (R suelo) al proceso de absorción de agua es muy pequeña en comparación con la resistencia de la raíz al flujo de agua. La resistencia del suelo en este estudio empezó a hacerse importante para valores de  $\Psi$  suelo del orden de -8 bares (1). Este resultado concuerda con cálculos presentados por Newman (36).

#### Densidad radicular y su efecto sobre la resistencia al paso del agua en el sistema suelo-raíz

El aumento en densidad radicular puede tener al menos dos efectos sobre el proceso de absorción de agua: a) disminuye la distancia desde la cual tiene que moverse el agua hacia la superficie de la raíz; b) disminuye la resistencia al flujo de agua en el sistema radicular, ya que los aumentos en densidad radicular provienen esencialmente de una mayor ramificación de las raíces, lo que ocasiona un mayor número de conexiones de las raíces en paralelo.

El efecto de disminución de la distancia desde donde el agua se mueve hacia la superficie de la raíz con un aumento de la densidad radicular, haría que la relación entre  $Q_z$  y  $L_v$ , para un suelo húmedo, fuera de naturaleza parabólica ya que la distancia media entre raíces vecinas está dada por la relación

$$M = 1/(\pi * L_v)^{1/2} \quad [10]$$

donde  $M$  es la distancia media entre raíces (cm), asumiendo que las raíces están uniformemente distribuidas a una determinada profundidad del suelo. Observaciones experimentales, sin embargo, indican que esta relación es lineal (Grimes *et al.* (22)). La Figura 4 muestra datos obtenidos por Acevedo (1) para maíz, y

**Cuadro 1**  
CALCULO DE RESISTENCIAS AL MOVIMIENTO DEL AGUA EN EL SISTEMA SUELO-RAÍZ EN UN CULTIVO DE MAÍZ REGADO SEMANALMENTE. LOS VALORES CORRESPONDEN A UN PROMEDIO PARA EL PERIODO COMPRENDIDO ENTRE 62 Y 74 DÍAS DESPUÉS DE LA SIEMBRA. ( $\Psi_{hoja} = 9000$  cm,  $\Psi_{bt} = 5640$  cm)<sup>1</sup>

| Z<br>(cm)          | $L_v$<br>(cm cm <sup>-3</sup> ) | M<br>(cm) | b<br>(cm) X 10 <sup>3</sup> | K<br>(cmdía <sup>-1</sup> ) X 10 <sup>3</sup> | Qz<br>(mm día <sup>-1</sup> ) | $\Psi$ Suelo<br>(cm) | R suelo<br>(días) | R raíz<br>(días) |
|--------------------|---------------------------------|-----------|-----------------------------|---|-------------------------------|----------------------|-------------------|------------------|
| 15-45              | 6,2                             | 0,227     | 3,5                         | 22,9  | 2,2                           | -387                 | 0,15              | 23640            |
| 45-75              | 3,2                             | 0,318     | 7,5                         | 37,3  | 1,9                           | -267                 | 0,20              | 28700            |
| 75-105             | 2,2                             | 0,380     | 11,3                        | 79,5  | 1,2                           | -258                 | 0,14              | 44830            |
| 105-135            | 1,5                             | 0,460     | 17,2                        | 87,2  | 1,2                           | -261                 | 0,19              | 44980            |
| 135-165            | 1,0                             | 0,564     | 26,9                        | 44,2  | 0,6                           | -263                 | 0,60              | 97550            |
| 165-195            | 0,5                             | 0,797     | 57,5                        | 2,1   | 0,5                           | -271                 | 27,42             | 108980           |
| Total <sup>2</sup> |                                 |           |                             |   | 7,6                           |                      | 0,33              | 7100             |

<sup>1</sup> $\Psi_{bt}$  = Potencial del agua en la base del tallo de la planta.

<sup>2</sup>Los valores totales fueron ponderados por Qz.

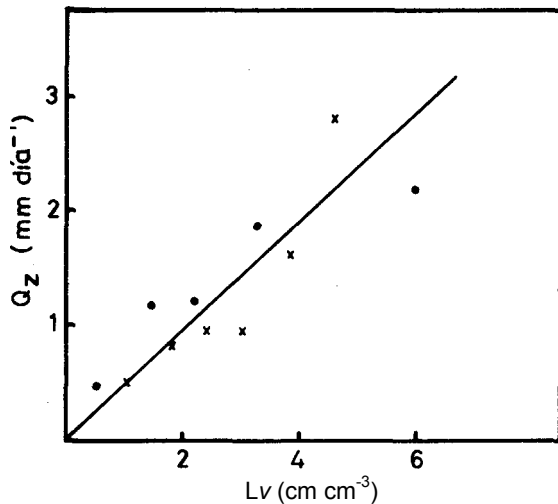


Figura 4. Absorción de agua por raíces ( $Q_z$ ) vs. densidad radicular ( $L_v$ ) en un cultivo de maíz regado. Los cruces y puntos con que se denotan los valores experimentales provienen de diferentes experimentos (Acevedo (1)).

confirman que esta relación es esencialmente lineal dentro de un amplio rango de valores de  $L_v$ .

Los cálculos de resistencia radicular al paso del agua en capas de suelo de 30 cm de espesor, del Cuadro 1, indican que  $L_v$  tiene una gran influencia en la disolución de la resistencia radicular al flujo de agua. Si este es el caso, se esperaría que la relación  $Q_z$  y  $L_v$  tendiera a una recta o bien se curvara hacia arriba en la medida que  $L_v$  aumenta y el agua no sea una limitante en el perfil del suelo.

*Importancia relativa del crecimiento radicular y del movimiento de agua en el suelo en la absorción de agua por las raíces*

Un aspecto interesante de analizar lo constituye la interacción entre un sistema radicular en crecimiento y el agua del suelo que fluye hacia el sistema radicular. En otros términos, el punto en cuestión es si el agua del suelo es fundamentalmente interceptada por las raíces en crecimiento o, por el contrario, ésta esencialmente fluye hacia las raíces. Esta interrogante adquiere máxima relevancia en caso de plantas anuales que crecen bajo condiciones de secano o bien se dé sólo un pre riego y donde el suministro de agua a la planta puede o no llegar a depender de la tasa de crecimiento radicular.

Las figuras 1 y 2 muestran que el crecimiento del sistema radicular del maíz es extraordinariamente activo y que el proceso de absorción de agua está íntimamente ligado a él. La Figura 5 señala valores de flujos verticales de agua en el suelo a diferentes días después de la siembra y varias profundidades de suelo en un cultivo de maíz que no se regó (E. Acevedo, resultados no publicados). Los flujos fueron calculados utilizando la ecuación de Darcy para cada profundidad e indican que, para el período considerado, el flujo darciano máximo ascendente inmediatamente bajo el sistema radicular en el suelo fue de  $0,09 \text{ (cm}^3 \text{ cm}^{-2} \text{ día}^{-1}\text{)}$  a una profundidad de 165 cm y a los 55 días después de la siembra. En ese momento el contenido volumétrico de humedad  $\theta$ , a esa profundidad era de  $0,28 \text{ cm}^3 / \text{cm}^3$  lo que da una velocidad ascendente del agua de  $0,32 \text{ cm/día}$ . Mediciones realizadas de la tasa de avance en profundidad del sistema radicular en el suelo para el mismo cultivo en ese tiempo dieron un valor de  $3,6 \text{ cm/día}$ , es decir, aproximadamente diez veces superior a

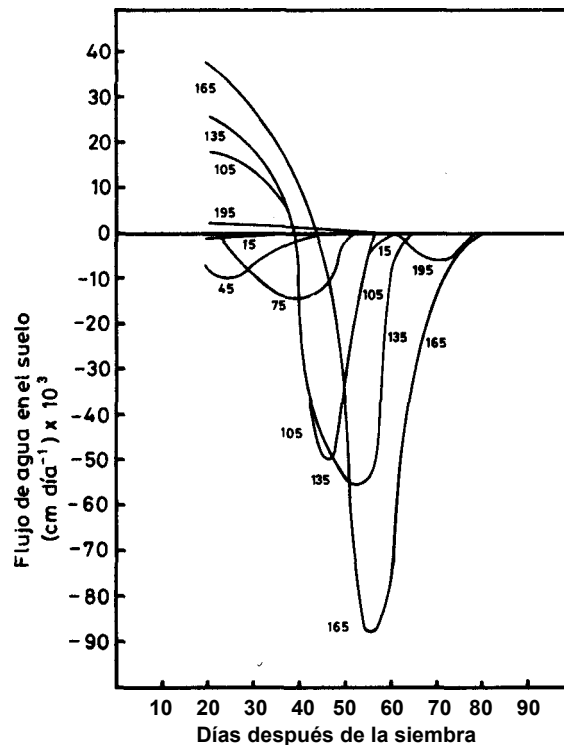


Figura 5. Flujos verticales de agua en el suelo a diferentes profundidades (números de las curvas) en presencia de un cultivo de maíz no regado.

la velocidad de movimiento ascendente del agua en el suelo.

Los valores mencionados anteriormente enfatizan el papel preponderante del crecimiento radicular, en el proceso de absorción de agua bajo las condiciones indicadas.

Del análisis de la literatura y de los valores experimentales presentados se desprende que el sistema suelo-agua-raíz de plantas anuales es muy dinámico. Una parte importante del proceso de absorción de agua está determinada por las interacciones suelo-raíz, fundamentalmente en lo que se refiere a crecimiento radicular y exploración del suelo por el cultivo.

La densidad radicular determina en gran medida la resistencia al paso del agua en el sistema suelo-raíz, siendo la resistencia del suelo ( $b/k$ , Ecuación 8) relativamente baja para densidades radiculares mayores de 1 ( $\text{cm cm}^{-3}$ ) y dentro de un amplio rango de potenciales de agua en el suelo.

En cultivos anuales y bajo condiciones de secano el avance del sistema radicular y la intercepción de agua que se produce por este proceso parece ser determinante en el abastecimiento de agua del cultivo.

La exploración del suelo por las raíces necesita de un turgor en las células en expansión. El turgor debe proporcionar una fuerza tal que produzca deformaciones plásticas en las células y venza el impedimento mecánico que opone el suelo. Aparentemente, un proceso de ajuste osmótico de las raíces (disminución del valor de  $\psi_s$ ) sería un mecanismo que permitiría el crecimiento radicular aun a potenciales de agua bajos en el suelo.

#### BIBLIOGRAFÍA

1. ACEVEDO, E. 1975. The growth of maize (*Zea mays* L.) under field conditions as affected by its water relations. Ph. D. Dissertation, University of California, Davis, 253 p.
2. \_\_\_\_\_, FERERES, E., HSIAO, T.C., HENDERSON, D.W. 1979. Diurnal growth trends, water potential and osmotic adjustment of maize and sorghum leaves in the field. (In press) Plant. Physiol.
3. ALLAMARAS, R.R., NELSON, W.W., VOORHIES, W.B. 1975. Soybean and corn rooting in Southwestm Minnessota: n. Root distribution and related water inflow Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 39:771-777.
4. ARYA, L.M., FARRELL, D.A. y BLAKE, G.R. 1975. A field study of Soil water depletion patterns in presence of growing Soybean roots: i. Determination of hydraulic properties of the soil. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 39:424-430
5. \_\_\_\_\_, BLAKE, G.R. y FARRELL, D.A. 1975. A field study of soil water depletion patterns in presence of growing Soybean roots: n. Effect of plant growth on Soil water pressure and water loss patterns. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 39:430-436.
6. \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_ y \_\_\_\_\_. 1975. A field study of Soil water depletion patterns in presence of growing Soybean roots: in. Rooting Characteristics and root extraction of Soil water. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 39:430-436.
7. BENAMDES, C., ACEVEDO, E. y FRITSCH, N. 1979. Determinación *in situ* de la conductividad hidráulica de un suelo estratificado en condiciones de no saturación. Bol. Técnico Nº 44, Fac. Agron. Univ. Chile, pp. 3-15.
8. BOYER, J.S. 1967. Matric potentials of leaves. Plant Physiol. 42:213-217.
9. BROUWER, R. y DE WIT, C.T. 1969. A simulation model of plant growth with special attention to root growth and its consequences. In: W.D. Whittington ed. Root Growth, pp. 224-244.
10. CARSON, E.W. (ed.). 1974. The plant root and its Environment. University Press of Virginia, 691 p.
11. FEDDES, R.A. y RIJTEMA, P.E. 1972. Water with drawl by plant roots. J. of Hydrology. 17:33-59.
12. \_\_\_\_\_, NEUMAN, S.P. y BRESLER, E. 1975. Finite Element analysis of two-dimensional flow in soil considering water uptake by roots: n. Field applications. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 39:231-237.
13. FERERES, E. 1976. Growth, development and yield of Sorghum in the field under variable water supply. Ph. D. Dissertation, University of California, Davis.
14. GARDNER, W.R. 1960. Dynamic aspects of water availability to plants. Soil Sci. 89:63-73.
15. \_\_\_\_\_ y EHLIG, C.F. 1962. Some observations of the movement of water to plant roots. Agron. J. 54:453-456.
16. \_\_\_\_\_. 1964. Relation of root distribution to water uptake and availability. Agron. J. 56:41-45.
17. GINGRICH, J.R. y RUSSELL, M.B. 1957. A comparison of the effects of soil moisture, tension and osmotic stress on root growth. Soil Sci. 84:185-191.
18. GOODE, J.E. y HIGOS, K.H. 1973. Water, osmotic and pressure potential relationships in apple leaves. J. Hort. Sci. 48:203-215.
19. GREACEN, E.L. y OH, J.S. 1972. Physics of root growth. NatureNew Biology. 235:24-25.
20. GREES, P.B. 1968. Growth physics in Nitella: a method for continuous *in vivo* analysis on extensibility based on a micromanometer technique for turgor pressure. Plant Physiol. 34:1169-1184.
21. \_\_\_\_\_ y CUMMINS, W.R. 1974. Growth rate and turgor pressure. Plant Physiol. 54: 863-869.
22. GRIMES, D.W., MILLER, R.J., SCHWEERS, V.H., SMITH, R.B. y WILEY, P.L. 1972. Soil Strength, modification of roots development and water extraction. California Agriculture26(11):12-14.
23. GUPTA, S.K., TANJI, K.K., NIELSES, D.R., BIOÜAR, J.W.. SIMMONS, C.S. y MACINTYRE, J.L. 1978. Field



- Simulation of Soil water movement with crop water extraction. University of California. Water Sci. and Eng. Paper 4013, 120p.
24. HSIAO, T.C., ACEVEDO, E. 1974. Plant responses to water deficit, water use efficiency, and drought resistance. *Ag. Meteorol.* 14:59-84.
  25. \_\_\_\_\_, FERERES, E. y HENDERSON, D.W. 1976. Water Stress, growth and osmotic adjustment. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 273:479-500.
  26. JONES, M. y TURNER, N.C. 1978. Osmotic adjustment in leaves of Sorghum in response to water deficit. *Plant Physiol.* 61:122-126.
  27. KLUTE, A. y PETERS, D.B. 1969. Water uptake and root growth. *In: Root Growth* (W.D. Whittington Ed.) Plenum Press. New York. 105-133.
  28. LA RUÉ, M.E., NIELSEN, D.R. y HAGAN, R.M. 1968. Soil water flux below a ryc grass root zone. *Agron. J.* 60:625-629.
  29. LOCKHART, J.A. 1965. An analysis of irreversible plant cell elongation. *J. Theoret. Biol.* 8:264-275.
  30. MEYER, R.E. y BOYER, J.S. 1972. Sensitivity of cell division and cell elongation to low water potentials in soybean hypocotyls. *Plant Physiol.* 106:75-87.
  31. MOLTZ, F.J. 1970. A model study of moisture flow to plant roots. Ph. D. Dissertation, Stanford University, 108 p.
  32. \_\_\_\_\_ y REMSON, I. 1971. Extraction term models of soil moisture use by transpiring plants. *Water Resources Research* 6:1346-1356.
  33. NEUMAN, S.P., FEDDES, R.A. y BRESLER, E. 1975. Finite Element analysis of two dimensional flow in soil considering water uptake by roots: i. Theory. *Soil. Sci. Soc. Amer. Proc.* 39:224-230.
  34. NEWMAN, E.I. 1966. A method of estimating the total length of root in a sample. *J. App. Ecol.* 3: 139-145.
  35. \_\_\_\_\_ 1966. Relationship between root growth of flax (*Linum usitatissimum*) and soil water potential. *New Phytologist* 65:273-283.
  36. \_\_\_\_\_. 1969. Resistance to water now in soil and plant. n. A review of experimental evidence on the rhizosphere resistance. *J. Appl. Ecol.* 6: 261-272.
  37. NIELSEN, D.R., BIGGAR, J.W. Y ERH, R.T. 1973. Spatial variability of field measured soil water properties. *Hilgardia* 42:215-259.
  38. NIMAH, M.N. y HANKS, R.J. 1973. Model estimating soil water, plant and atmospheric interrelations: i Description and Sensitivity. *Soil, Sci. Soc. Amer. Proc.* 37:522-527.
  39. \_\_\_\_\_ y \_\_\_\_\_. 1973. Model for estimating soil water, plant and atmospheric interrelations: n Field test of model. *Soil. Sci. Soc. Amer. Proc.* 37:528-532.
  40. POULOVASSIUS, A. Y TZIMAS, E. 1975. The hysteresis in the relationship between hydraulic conductivity and soil water content. *Soil Sci.* 120 (5): 327-331
  41. READ, D.J. Y BARTLETT, E.M. The physiology of drought resistance in the soybean plan (*Glycine max*) ]. *Appl. Ecol.* 9: 487-499.
  42. ROSE, C.W. Y STERN, W.R. 1967. Determination of withdrawal of water from soil by crop roots as a function of depth and time. *Aust.J. Soil Res.* 5:11-19.
  43. TAYLOR, H.M. Y RATLIFP, L.M. 1969. Root elongation rates Of cotton and peanuts as a function of soil strength and water content. *Soil. Sci.* 108:113-119.
  44. \_\_\_\_\_ Y KLEPPER, B. 1973. Rooting density and water extraction patterns of corn, *Agron. J.* 65:965-968.
  45. \_\_\_\_\_ y \_\_\_\_\_. 1975. Water uptake by cotton root systems: An examination of assumptions in the simple root model. *Soil Sci.* 120:57-67.
  46. VAN BAVEL, C.H.M.; BRUST, K.J. Y STIRK, C.B. 1968. Hydraulic properties of a clay loam soil and the field measurement of water uptake by roots: n. The water balance of the root zone. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 132:317-321.
  47. VEGA, J.D. 1972. Comparative dynamics of root growth and subsoil water availability in unirrigated com and Sorghum Ph. D. Dissertation, University of California, Davis, 67 p.
  48. WHITTINGTON, W.J. 1969. (ed.). *Root growth*. Plenum Press, New York, 450 p.
  49. WIEBE, H.H. 1966. Matric potentials of several plant tissues and biocolloids. *Plant Physiol.* 41:1439-1442.

