



Ciencia UANL

Universidad Autónoma de Nuevo León

ciencia@mail.uanl.mx

ISSN (Versión impresa): 1405-9177

MÉXICO

2003

Manuel Rojas Garcidueñas

LA RESISTENCIA A LA SEQUÍA

Ciencia UANL, julio-septiembre, año/vol. VI, número 003

Universidad Autónoma de Nuevo León

Monterrey, México

pp. 326-331



La resistencia a la sequía

MANUEL ROJAS GARCIDUEÑAS*

En la agricultura de México el mayor problema es la deficiencia de agua en más de la mitad del territorio. El objeto de este artículo es exponer a los no especialistas la fisiología básica del agua en la planta, y suscitar ideas acerca de áreas de investigación para la producción agrícola en las zonas áridas. Los factores de suelo y aire son básicos en este problema, pero no se abordan aquí, pues otros especialistas lo harán mejor; al respecto, el lector puede revisar a Milthorp y Moorby.

FISIOLOGÍA DEL AGUA

MOVIMIENTO GENERAL

Excepto en condiciones muy especiales, el movimiento general de agua es suelo-planta-aire, y el ascenso de la raíz a las hojas es por los vasos leñosos del xilema. La diferencia de presiones de difusión entre aire y hoja determina el escape de moléculas de agua por la epidermis de la hoja, sobre todo por los estomas. Se establece así un gradiente de difusión de la epidermis a las células interiores hasta llegar a los vasos leñosos; al salir el agua de los vasos genera una tensión, no una presión, en las columnas de agua del xilema, del tallo a la raíz. Al ascender el agua y al vaciarse los vasos leñosos de la raíz, se rompe el balance que existía con las células vecinas, y entra el agua a los



vasos y genera un gradiente osmótico que llega a los pelos radicales; al perder turgencia, los pelos radicales se desequilibran con la solución del suelo y el agua del suelo empieza a fluir a la raíz (figura 1).

El movimiento del agua está gobernado por leyes físicas, y es automático. El agua sale de la hoja (transpiración) por diferencia de presiones y entra a la raíz (absorción) por ósmosis, reponiendo el agua perdida; la pérdida y la ganancia de agua son correlativas, siendo muy altas si el aire está seco, y cesando cuando está muy húmedo, o cuando los estomas se cierran aislando a la plan-

ta. En el sistema de flujo del agua hay puntos de resistencia que deben conocerse; estos son los pasos suelo-raíz (r_1), raíz-tallo (r_2), tallo-hoja (r_3) y hoja-aire (r_4). El flujo se sintetiza en la siguiente ecuación:

$$\text{Flujo H}_2\text{O} = \frac{\Psi_{\text{suelo}} - \Psi_{\text{aire}}}{r_1 + r_2 + r_3 + r_4}$$

ABSORCIÓN

La absorción del agua se debe al mayor potencial osmótico de la raíz con respecto al suelo, que ocurre en cuanto las células dejan de estar turgentes. La ecuación que la establece es:

$$\Delta\Psi = \Psi_{\text{cel}} - (\Psi_t - \Psi_{\text{sol}} - \Psi_M)$$

Y expresa que la absorción radical depende del potencial osmótico celular (Ψ_{cel}), menos los potenciales de presión de las paredes celulares (Ψ_t), de la solución del suelo (Ψ_{sol}), y de la textura y materia orgánica o potencial mátrico (Ψ_M) –que es la fuerza con que retienen el agua las partículas del suelo. Esta ecuación indica que los factores del suelo y de la planta pueden modificarse para actuar sobre la absorción, con respecto a la planta, aumentando la concentración molar de la vacuola o aflojando la pared celular con una enzima. Sin duda, los factores que más se modifican en la tecnología agrícola

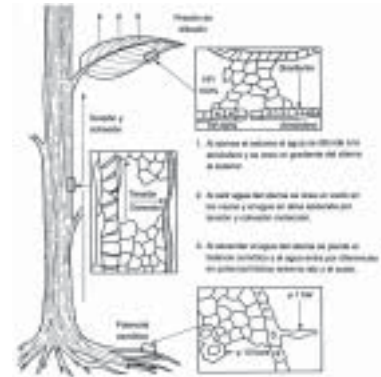


Fig. 1.

son los factores edáficos (que no se discuten aquí).

TRANSPIRACIÓN

La transpiración ocurre principalmente por los estomas, estructuras epidérmicas cuyas células tienen una conformación especial. Cuando están turgentes la presión sobre la pared las hace separarse una de otra, dejando un orificio entre ellas; a través de éste escapa el vapor de agua; cuando están flácidas la presión de la pared las hace juntarse entre sí y el orificio se cierra.

Existen varias explicaciones del movimiento estomático que, en realidad, parece obedecer a diferentes mecanismos según las especies. El más aceptado, y simplificando las cosas un poco, hace depender la apertura del estoma de la concentración intercelular de CO₂ y de la luz de la manera siguiente: a) la luz dispara la fotosíntesis en las células oclusivas del estoma que poseen cloroplastos; b) en el proceso se genera gran cantidad de adenosin-trifosfato (ATP), esta molécula energética, que actúa como una bomba de protones, activa el intercambio de iones H⁺ procedentes de la respiración activa mediada por iones K⁺; luego aumenta la concentración molar y se rompe el equilibrio osmótico (Ψ_{cel}) de las células del estoma con el equilibrio de las células vecinas y con los espacios intercelulares, lo cual permite

que el agua fluya a las células estomáticas, abriéndose los orificios.

Se han propuesto otros mecanismos de apertura y también existen otros factores interactuantes. Muy importante es el ácido abscísico (ABA), hormona que determina el cierre de los estomas por afectar negativamente el bombeo de protones.

RESISTENCIA A LA SEQUÍA

EFFECTOS FISIOLÓGICOS

La deficiencia de agua en la planta causa un estado patológico general. La fotosíntesis baja al cerrarse los estomas y faltar CO₂; también disminuye por disfunción de los cloroplastos que se desintegran causando clorosis; la respiración asciende temporalmente y luego se deprime; las enzimas se desnaturalizan, fallan las nitrato reductasas y luego cesa la síntesis de proteínas; el contenido de ABA se eleva y el de citocininas baja; la falta de turgencia hace cesar el crecimiento; la precocidad aumenta, etcétera.

Estos cambios determinan descenso en el rendimiento, aunque la condición de estrés se subsane antes de que sea muy grave. La floración y el llenado del grano son estados críticos, y una sequía –en ese momento– es causa un pobre rendimiento, aunque la sequía no llegue a ser muy aguda.

XEROFITISMO Y SEQUÍA

Muchas especies tienen adaptaciones llamadas xerofíticas. Shantz las clasificó en: a) las que escapan a la sequía (drought-escaping); viven solamente el corto tiempo en que hay humedad después de una lluvia fuerte, y florecen en unas pocas semanas; b) las que evaden a la sequía (drought-evading); éstas retrasan la desecación mediante un uso muy económico del agua a través de hojas pequeñas con gruesa cutícula o pelillos, estomas hundidos, talla corta y raíz extensa, etc.; c) las que soportan la sequía (drought-enduring) y desarrollan características xeromórficas, sin embargo, típicamente enfrentan la sequía con algunos cambios fisiológicos, y, por ejemplo, ti-

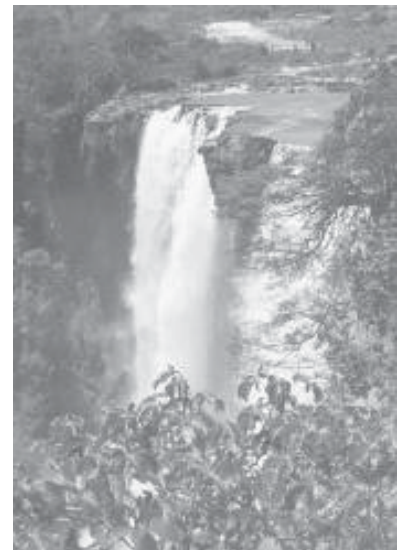


Tabla I. Contenido (μg ABA/kg peso fresco) de ácido abscísico total (libre y ligado) en hojas desprendidas de maíz (*zea mays*) a las cuatro horas de incubación en vermiculita

Cultivar y resistencia a la sequía	Tratamiento	
	Testigo	Marchito al 10% pérdida de H ₂ O
Sorgo: línea 35-1 (Resist.)	6.2	116.1
Híbrido 9040 (Suscept.)	5.1	55.5
Híbrido	4.3	34.0
Maíz: Latente (Resist.)	14.8	51.1
LG ₁₁₇ (Suscept.)	7.3	24.7
Anjou 210 (Suscept.)	10.7	28.7

ran las hojas y suspenden el crecimiento o entran en letargo; y d) las que resisten la sequía (drought-resistant), absorben agua cuando la hay por un extenso sistema radical, y la encierran en un cuerpo globoso o carnoso sin hojas (cactáceas, etc).

Por otro lado, Maximov reconoce tres grandes grupos: a) efímeras de ciclo vital muy rápido; b) suculentas; y c) verdaderas xerófitas, que agrupa a las que, según Shantz, evaden y soportan la sequía (división realmente artificiosa pues muchas plantas presentan resistencia tanto anatómica como fisiológica). Maximov señala que las verdaderas xerófitas tienen características citológicas especiales, como veremos enseguida.

Azcón-Bieto distingue entre tolerancia a la sequía, que incluye medios anatómicos y fisiológicos para evitar la desecación de los tejidos, y tolerancia al estrés hídrico, que es la real capacidad de las células de subsistir en déficit de agua. Las plantas con tolerancia al estrés hídrico tienen células pequeñas con alto potencial osmótico; o bien, son capaces de



ajustarlo manteniendo los estomas abiertos para evitar fallas en la fotosíntesis. Típicamente, estas plantas pueden resistir hasta 50% de déficit de agua en los tejidos, en tanto que las mesófitas pierden la estructura del coloide celular con un déficit de agua del 15%. La capacidad de tolerar gran pérdida de agua y la capacidad de recuperarse después de una seria sequía temporal, se deben a la presencia de "genes de deshidratación" que al parecer son disparados por el ácido abscísico (ABA), cuya concentración se eleva en condiciones de estrés hídrico. Esta característica determina la real diferencia entre xerófitas y mesófitas.

ADAPTACIÓN NATURAL EN MESÓFITAS

Las plantas cultivadas son en general mesófitas, aunque algunas muestran cierta capacidad de adaptación a la sequía, por ejemplo, orientando las hojas para que no presenten la cara al sol (frijol) o enrollándolas (maíz). Algunos cultivares acumulan azúcares solubles o sales para aumentar su potencial osmótico; hay variedades muy precoces, o que son capaces de suspender el crecimiento entrando en semiletargo, como sucede con el sorgo (que por ello es superior al maíz).

En esta adaptación juegan un papel importante dos aminoácidos no proteicos: la prolina y la betaína. Estos aminoácidos se incrementan

mucho en situaciones de estrés por sequía, sin embargo, no se conoce su mecanismo fisiológico. En cambio, se conoce mucho mejor el ácido abscísico (ABA), cuya fisiología se ha estudiado más a fondo. Existen mutantes carentes de ABA, tanto los naturales como los inducidos por rayos X. Se observa que estas plantas no cierran los estomas en condiciones de estrés de sequía, como sucede con el tomate "flacca". En cuanto al maíz, se ha visto que en buenas condiciones hídricas el contenido del ABA es similar en líneas resistentes y en las susceptibles a sequía, sin embargo, en condiciones de estrés hídrico el ABA sólo se incrementa considerablemente en las líneas resistentes (tabla I).

El ABA se sintetiza primordialmente en la raíz y se transporta a las hojas, donde actúa sobre la permeabilidad a los iones K⁺; aumenta el potencial osmótico, y asociado con una enzima, que afloja la pared celular, permite la hidratación; ambos efectos confluyen en la mayor turgencia celular. En líneas de maíz con concentraciones altas de ABA no hubo daño celular después de siete días de sequía seguidos de 24 hrs, a 45°C, lo que en líneas con bajo ABA sí causó rompimiento de los cloroplastos. También se observó que los daños ocasionados por 24 hrs, a 45°C fueron reversibles en las líneas con alto ABA, mientras que fueron

irreversibles en la líneas con bajo ABA. En general, la adaptación de las mesófitas a la sequía se limita a cierto potencial osmótico y es transitoria, más o menos diez días, pero sus efectos son útiles en los cereales.

ADAPTACIÓN INDUCIDA

Existen prácticas de manejo de suelo y agua que aminoran el riesgo por sequía y que no han sido considerados en este artículo. Sobre el tópico de sequía deben clarificarse dos conceptos. El primero es diferenciar entre el criterio de eficiencia de transpiración o uso del agua consumida ($\text{gMS/g H}_2\text{O}$), y el criterio de coeficiente de transpiración, o uso consuntivo del agua, que es la cantidad de agua que una planta necesita para sobrevivir, y se mide por el agua transpirada en la unidad de tiempo. En general, del total del agua que una planta exige, desde semilla hasta fructificación, utiliza y queda en su cuerpo de 1 a 2% y el 98 a 99% restante simplemente lo mueve del suelo al aire. Son cifras que hacen pensar en cómo evitar este derroche. El segundo criterio es que toda característica natural o inducida que lleve a disminuir la transpiración por causa anatómica también disminuye la capacidad de rendimiento, porque la superficie de transpiración es también superficie de asimilación, como se puntualiza adelante.

En una agricultura en zona seca

el primer paso es contar con variedades apropiadas. Cultivos tolerantes, por ser poco frondosos o con hojas pequeñas o poco exigentes de agua (pocos estomas) o muy precoces, tendrán reducida la fotosíntesis en espacio o tiempo, aunque la ventaja en el mantenimiento de la fisiología normal sea compensatoria. Muchas de estas características pueden inducirse privando de agua al cultivo entre el primero y segundo riego, acondicionamiento llamado «castigo», muy usual porque induce plantas que exigen menos agua, pero que sin duda reduce la capacidad de rendimiento.

Existen productos que se utilizan como precautorios a la sequía. El cloromequat (cloruro de clorocolina o CCC) se aplica al suelo o a la hoja, actúa impidiendo un paso en la síntesis de la hormona giberelina, determinando células cortas, es decir, induce el desarrollo de tallos y hojas relativamente cortos pero sin afectar el número de cloroplastos. También hay antitranspirantes de dos tipos: unos forman una delgada película sobre la hoja y otros actúan entrecerrando los estomas; ambos inhiben el paso de las moléculas de vapor de agua sin afectar el paso del CO_2 y del O_2 . Sin embargo, estos productos pueden afectar negativamente, ya sea que interfieren con el ascenso de la savia con sales del xilema, o si no determinan, de modo importante, un gran calentamiento de las hojas al no

disiparse la temperatura por la evaporación del agua. Su uso, sobre todo en regiones cálidas, exige experimentos previos.

BÚSQUEDA DE RESISTENCIA

EXPERIMENTOS DE CAMPO

En la búsqueda de variedades para condiciones de sequía debe tomarse en cuenta la ley ecológica de la tolerancia que expresa: la presencia y el éxito de un organismo dependen de la totalidad del complejo de condiciones; y su ausencia o fracaso se pueden deber a un solo factor. En las zonas secas también debe pensarse en tolerancia al calor o a la salinidad; por ello, los experimentos más realistas son los que se efectúan en el campo, pero son los más aleatorios por factores que pueden desvirtuar los resultados, además de exigir mucho tiempo y esfuerzo.

Los resultados de un experimento de campo pueden falsearse si se considera, como sucede a menudo, que las variedades con mayor rendi-



Tabla II. Efecto del cloromequat sobre la transpiración de plantas de maíz NL-H3 (susceptibles a sequía) en estado de cuarta hoja, en invernadero

Tratamiento (ppm)	Agua transpirada a los días: (cc)			
	5	10	15	20
1. Cloromequat 4000	71	178	212	231
Testigo	98	264	325	345
2. Cloromequat 5000		77		117
Testigo		82		136

miento bajo estrés hídrico son las más resistentes. Esta creencia es producto de una confusión de criterios entre la eficiencia en el uso metabólico del agua y la capacidad en la economía del agua o en la supervivencia en estrés hídrico; hay que aclarar que estas características pueden ir ligadas, pero no necesariamente, pues obedecen a características fisiológicas diferentes determinadas por genes diferentes. Si se desea identificar las variedades con mayor resistencia es preciso conocer el consumo de agua de cada una, siguiendo alguno de estos tres procedimientos: a) regándolas independientemente en cuanto cada variedad llegue al coeficiente de marchitez y contando el número de riegos para llegar a madurez; b) suspendiendo el riego, por ejemplo, en quinta hoja y contando los días hasta que muere la planta y observando el comportamiento de cada variedad; y c) suspendiendo el riego y observando el poder de recu-

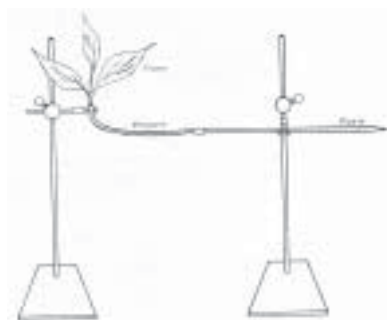


Fig. 2.

peración después de cuatro a seis días bajo el coeficiente de marchitez. El rendimiento es importante, pero sólo dentro del grupo de las plantas resistentes (que es el limitante propuesto). En estos experimentos es preciso conocer el coeficiente de marchitez, la capacidad de campo y el agua que queda en el suelo después de la cosecha; será muy ventajoso conocer los potenciales de difusión suelo-raíz y hoja-aire, que son puntos de resistencia en flujo general del agua.

EXPERIMENTOS DE LABORATORIO

En el tópico de resistencia a la sequía existen dos importantes problemas: el primero es establecer una prueba de resistencia confiable en laboratorio que evite las condiciones aleatorias y el largo tiempo de las pruebas de campo; el segundo es contar con una metodología o producto químico que dé protección a la sequía sin causar efectos indeseables.

Desde hace años existen métodos para medir el agua transpirada o absorbida (prácticamente es igual, pues el porcentaje de agua utilizado en el metabolismo es mínimo). Un método muy utilizado es el potómetro, del cual existen varias modalidades (figura 2); otro método consiste en medir la pérdida en peso de una planta en una maceta. En la actualidad

existen aparatos que miden la difusión a través de los estomas (porómetros). Existen métodos y aparatos para medir otros parámetros del metabolismo del agua como la permeabilidad celular, el potencial osmótico de la raíz y otros (como los mencionados por Larqué-Saavedra), sin embargo, tales métodos, aunque son muy valiosos para estudiar la fisiología del agua, no son útiles para investigar directamente la resistencia de la planta a la desecación en campo abierto.

Al parecer, pruebas de resistencia varietal o por acondicionamiento, efectuadas con plantas en tercera y quinta hoja, a las que se priva de agua y se observan y se cuantifica por peso la pérdida gradual de agua, son más valiosas para extrapolar el campo. De cualquier manera, para que una prueba de laboratorio pueda ser confiable debe validarse en campo y ésta no es una empresa fácil.

Se ha probado como protector a la sequía el cloromequat, producto sintético parecido a la colina y a la betaína, aminoácido natural involucrado en la resistencia al estrés hídrico. El cloromequat impide un paso en la síntesis de la hormona giberelina, por tener este efecto se le puede considerar un antigiberélico; induce acortamiento de los entrenudos y determina plantas de talla corta pero vigorosas, con menor transpiración y



mayo resistencia al frío y a la sequía (ver tabla II). De manera un tanto burda puede decirse que muchos de sus efectos se aproximan a los del ácido abscísico (ABA), hormona que actúa en parte como antigiberélico. El cloromequat se ha aplicado desde hace tiempo en la agricultura, sobre todo en Europa, como protector al frío.

El ABA es una hormona que actúa sobre el ADN y se involucra en la resistencia a la sequía (como se dijo al tratar la adaptación de las mesófitas). Aún hace falta más investigación sobre su fisiología y sobre todo acerca de los aspectos tecnológicos del ABA, por ejemplo, sus dosis, aditivos y modos de aplicación, para poder utilizarlo con seguridad en la práctica agrícola.

Además del ABA se involucran en el estrés hídrico la prolina y la betaína. En condiciones de estrés hídrico la prolina se acumula y parece relacionarse con la recuperación de la planta; no se ha podido establecer su papel como verdadero protector de la sequía, sin embargo, se ha pensado que su cuantificación podría ser una buena herramienta para identificar las variedades resistentes –lo que sería muy útil–. La betaína es otra molécula de interés que ha sido poco investigada.

Otro aspecto fundamental es la

estructura del coloide celular. Las plantas resistentes a la sequía y a las heladas tienen gran cantidad de agua ligada al coloide, esta condición dificulta que el agua cambie al estado gaseoso en la sequía o al estado sólido en la helada (por ello se tiene la percepción de que las plantas resistentes a un factor lo son también al otro). Esta condición parece deberse a unas proteínas especiales producidas por “genes de resistencia” que preservan la estructura del protoplasma y evitan la destrucción celular por enzimas. Christiansen y Lewis dicen que los fitofisiólogos conocen relaciones fuertes entre los mecanismos de adaptación y la evasión del estrés hídrico, sin embargo, los fitomejoradores no los han aprovechado

REFERENCIAS

1. Azcón-Bieto, J.; M. Talón (editor). *Fisiología y bioquímica vegetal*. McGraw Hill-Interamericana de España. Madrid 1993, (capítulo 3, M. Sánchez Díaz y J. Aguirreola: Relaciones hídricas).
2. Christiansen, M.N.; C.F. Lewis (editor). *Mejoramiento de las plantas en ambientes poco favorables*. Limusa. México, 1987. (ver Cap. 6 L. W. Parsons: “Respuestas de la planta a la deficiencia de agua.” Cap. 7 J. E. Quisenberry: “Mejoramiento de la planta para resistencia a sequía y aprovechamiento del agua”).
3. Hoad, G. V. et al. (edit). *Hormone action in plant development. A critical appraisal*. Butterworths. Londres 1987 (Artículo de S. A. Querrie: “Use of genotypes differing in endogenous abscisic acid in studies of physiology and development”. p. 89-105).
4. Larqué-Saavedra, A. *El agua en las plantas. Fisiología vegetal experimental*. Colegio de Posgraduados. Chapingo, México 1980. (30 experimentos sobre fisiología del agua, explicados e ilustrados)
5. Milthorpe, F. L.; J. Moorby. *An introduction to crop physiology*. 2a ed. Cambridge University Press 1979 (Cap. 2 “The environment”. Cap. 3 “The supply and use of a water”).
6. Rojas Garcidueñas, M. *Fisiología vegetal aplicada* (4ª ed). McGraw Hill de México, México 1993 (Parte 2: “Relaciones con el agua”).
7. Rojas Garcidueñas, M.; H. Ramírez. *Control hormonal del desarrollo de las plantas*. Limusa. México, 1993 (Cap. 12. “Fitorregulación en condiciones de estrés”).