

RELACIONES INTERNAS DEL AGUA Y LA PLANTA EN CRAMBI
(*Crambe abyssinica*, Hochst)

José Luis Chan Castañeda¹ y James L. Fowler²

RESUMEN

Se realizaron varios experimentos de invernadero para examinar las relaciones agua-planta en crambi (*Crambe abyssinica*, Hochst). En ellos se estudió la resistencia a la difusión en la hoja (RD), transpiración (T), el potencial del agua en la hoja (PTA), el potencial osmótico en la hoja (PO), el contenido relativo del agua en la hoja (CRA) y la cinética de rehidratación (CR) de dos cultivares ('Meyer' y 'Prophet') en condiciones de sequía. En un experimento de ciclos de sequía, además de los aspectos señalados anteriormente, se midió el área foliar (AF) y el peso seco de la planta (hojas, tallos, raíces).

El PTA, CRA, CR y RD son variables fisiológicas que pueden diferenciar la respuesta a la sequía entre los cultivares usados. Algunas de las variables mencionadas pueden explicar por sí mismas el estatus de agua en la planta; sin embargo, combinando varias de esas variables a la vez, se puede lograr una mejor conclusión.

SUMMARY

Greenhouse experiments were designed to examine the internal water relations of crambe (*Crambe* spp.). Two standard cultivars ('Meyer' and 'Prophet') were studied in relation to leaf diffusion resistance (DR), transpiration (T), leaf water potential (LWP), osmotic potential (OP), relative water content (RWC) and kinetics of rehydration (KR), under drought stress. In addition to those traits, leaf area (LA) and plant dry weight divided into its components (leaves, stems and roots) were studied in an experiment of drought cycles.

LWP, RWC, KR and DR are physiological traits that can differentiate the drought response between the used cultivars. Some of these traits may explain by themselves the plant water status; however, using some of those together a better conclusion may be reached.

INTRODUCCION

Las plantas que tengan mejor adaptación a condiciones de abastecimiento limitado de agua tienen ventajas para mejorar el uso del recurso agua, uno de los factores más valiosos en la producción agrícola. Para mejorar las características de tolerancia a

¹ Investigador del INIFAP, becado por el CONACYT en el período 1980-1982. New Mexico State University. Las Cruces, N.M., U.S.A.

² Profesor asociado. Department of Crop and Soil Sciences, New Mexico State University. Las Cruces, N.M., U.S.A.

la sequía, es necesario conocer los procesos fisiológicos involucrados, y que a su vez sean de utilidad práctica como indicadores de sequía (Parson, 1979). Se han sugerido varias técnicas asociadas con las relaciones internas agua-planta para determinar la resistencia a sequía en colza (Richards, 1978; Richards y Thurling, 1979), trigo (Dedio, 1975; Quarrie y Jones, 1979), soya (Sammons *et al.*, 1978), girasol (El-Sharkawy, 1975), sorgo (Blum, 1974a, b; Henzell *et al.*, 1975), y papa, cebada y trigo (Shepherd, 1975), entre otras especies de plantas. En estas investigaciones se ha comprobado que se puede discriminar por diferencias genotípicas con base en mediciones fisiológicas que indican el estatus hídrico de la planta.

El objetivo de esta investigación fue examinar algunos índices relacionados con el estatus hídrico de crambi, para determinar las relaciones internas del agua en la planta.

MATERIALES Y METODOS

Los experimentos utilizados para determinar las relaciones internas agua-planta fueron conducidos en invernadero, en las instalaciones de la Universidad Estatal de Nuevo México, Las Cruces, N.M., E.U.A., en donde las temperaturas máximas y mínimas fueron de 33 y 22°C, respectivamente; y con períodos diarios de 8 horas en los que la temperatura fue de 27°C o mayor. La humedad relativa varió de 50 a 90%.

Se utilizó el cultivar 'Meyer' en los experimentos 2 y 3, y los cultivares 'Meyer' y 'Prophet' en el experimento 4. Se sembró en macetas estándar de 17.6 cm de diámetro, con una planta por maceta. El suelo utilizado fue una mezcla (1:1:1) de arcilla "glendale", arena y "peatmoss". En el transcurso de los experimentos se agregó agua suficiente para mantener la humedad del suelo o capacidad de campo, excepto cuando se aplicaron los tratamientos de sequía. El potencial del agua en el suelo se midió con termopares psicrométricos y un microvoltmetro (HR-33 Dew Point Microvoltmeter, de Wescor, Inc.).

En el experimento 2 se evaluó el efecto de dos niveles de sequía: (1) potencial del agua en el suelo (PAS) = -2 bares, y (2) PAS = -5 bares. En este experimento se hicieron las mediciones durante la etapa vegetativa de la planta. La siembra se efectuó el 10 de agosto y las lecturas se tomaron el 5 de septiembre de 1980.

En el experimento 3 también se estudió el efecto de dos niveles de sequía (PAS = -3 bares y PAS = -10 bares) sobre las relaciones internas del agua en la planta. La siembra de este experimento se realizó el 10 de agosto y las lecturas se tomaron el 23 de septiembre de 1980.

En el experimento 4, se estudió el efecto de ciclos de sequía sobre las relaciones internas del agua en la planta. Un ciclo de sequía consistió en detener el riego hasta que el potencial del agua en el suelo disminuyó a -5 bares; después se regó normalmente hasta que las plantas mostraron una apariencia de recuperación completa y, cuando procedía, se inició otro ciclo. Los tratamientos fueron 0, 1, 2, y 3 ciclos de sequía. La siembra se realizó el 7 de enero de 1981, los ciclos de sequía iniciaron el 16 y 26 de febrero y el 9 de marzo de 1981, respectivamente.

En estos tres experimentos, la quinta hoja de posición acrópeta fue empleada para mediciones de resistencia a difusión (RD), transpiración (T), contenido relativo de agua (CRA) y potencial osmótico (PO). La sexta hoja se utilizó para determinar el potencial total del agua (PTA). En el experimento 4 se registró además el área foliar (AF) y el peso seco de la planta dividido en sus componentes: hojas, tallos y raíces.

El contenido relativo de agua (CRA) se obtuvo de discos foliares extraídos de hojas maduras, siendo los discos de 8 mm de diámetro en los experimentos 2 y 3, y de 12 mm en el experimento 4. Los discos fueron llevados al laboratorio en donde se les midió su peso fresco (PF), y enseguida se pusieron a flotar por dos horas en platos de Petri cubiertos que contenían agua destilada, para rehidratarlos hasta turgencia completa. La temperatura en el laboratorio fue de 21°C durante el tiempo de flotación, con la iluminación usual (lámparas fluorescentes) de laboratorio. El peso turgente (PT) se obtuvo después de eliminar el exceso de agua de los discos-muestra con papel absorbente. Finalmente, la muestra de discos se secó en una estufa de aire presurizado a 85°C por 48 horas, y se midió su peso seco (PS).

Todas las muestras foliares se tomaron cuidadosamente, evitando dañar el borde de los discos y sin incluir en ellas porción alguna de las nervaduras principales de las hojas.

Para estimar el CRA, se utilizó la siguiente formulación (Chan, 1986):

$$\text{CRA} = ((\text{PF} - \text{PS}) / (\text{PT} - \text{PS})) 100$$

La resistencia a la difusión (RD) y transpiración (T) de las hojas se midió en la quinta hoja contada acrópetamente, con un porómetro modelo LI-1600 de LI-COR, Ltd. Las observaciones se tomaron el mismo día en cada experimento, entre las 10:00 y las 14:00 horas. En los experimentos 2 y 3 las fechas de muestreo fueron 24 y 27 de diciembre de 1980, respectivamente, cuando las plantas estaban sujetas a sequía. En el experimento 4, las observaciones de RD y T se tomaron el 17 de marzo de 1981, cuando las plantas sujetas al tercer ciclo de sequía mostraron turgencia, indicador que se tomó como recuperación completa.

El potencial osmótico fue medido con un osmómetro de presión de vapor (Modelo 5100-C, de Wescor, Inc.). La muestra se tomó del extremo apical de la hoja (1/4 de hoja, aproximadamente), se introdujo en una jeringa de plástico (5 cc), e inmediatamente se congeló en una hielera que contenía "hielo seco". Las muestras se transportaron al laboratorio en donde se descongelaron a la temperatura ambiente y se les extrajo el jugo del tejido para tomar la lectura en el osmómetro (Slavik, 1974). El potencial del agua en la hoja se determinó con una bomba de presión tipo Scholander, tomando el valor (con signo negativo) del manómetro de la bomba como equivalente del potencial total del agua (Nelsen *et al.*, 1978). Se construyeron sellos especiales para ajustar los pecfolos a la bomba de presión (Simonelli y Spomer, 1980). El área total de las hojas de cada planta se midió con un integrador de área foliar (LI-3000, de LI-COR, Inc.). El peso seco de los órganos de la planta se obtuvo después de secar los tejidos en una estufa de aire presurizado a 60°C por 48 horas.

Los datos provenientes de estos experimentos fueron analizados usando tres diferentes procedimientos estadísticos. En los experimentos 2 y 3 se obtuvieron los coeficientes de correlación simple entre las diferentes variables estudiadas. En el experimento 4 se hicieron análisis de varianza en las variables relación follaje/raíz, contenido relativo de agua y floración, y además se utilizaron contrastes ortogonales de un grado de libertad para probar la significancia de la tendencia de cada variable de respuesta con relación a ciclos de sequía, ya fuera ésta lineal, cuadrática o cúbica. Este procedimiento permite la descomposición de la suma de cuadrados debida a ciclos de sequía con tres grados de libertad, en tres componentes de un grado de libertad cada uno, y mantiene asociado a ese grado de libertad su suma de cuadrados correspondiente.

En todos los experimentos de este estudio se utilizó la técnica de regresión li-

neal, simple o múltiple, para determinar la tendencia de las diferentes variables en estudio con relación al potencial del agua en el suelo o con relación a los ciclos de sequía.

RESULTADOS Y DISCUSION

Los resultados del análisis de correlación entre las variables de los experimentos 2 y 3 se muestran en el Cuadro 1. En ambos experimentos, el potencial del agua en el suelo (PAS) se encontró altamente correlacionado con todas las demás variables, y los coeficientes de correlación fueron positivos en todos los casos, excepto aquellos con RD del haz y del envés, en los cuales fue negativo. Esto implica que todas las variables tendieron a disminuir conforme el PAS disminuyó (se hizo más negativo); por el contrario, la RD aumentó cuando el PAS disminuyó. También se observaron altas correlaciones de T y RD contra PTA, PO, CRA y PAS.

Cuadro 1. Coeficientes de correlación simple entre las variables estudiadas de los experimentos 2 y 3.

	PTA	PO	CRA	PAS ^{1/}
Experimento 2				
RD (haz)	-0.93**	-0.94**	-0.95**	-0.97**
T (haz)	0.80**	0.69**	0.76**	0.76**
RD (envés)	-0.88**	-0.81**	-0.86**	-0.85**
T (envés)	0.64**	0.56**	0.59**	0.62**
PTA		0.89**	0.91**	0.89**
PO			0.93**	0.92**
CRA				0.92**
Experimento 3				
RD (haz)	-0.77**	-0.63**	-0.69**	-0.79**
T (haz)	0.76**	0.59**	0.70**	0.78**
RD (envés)	-0.87**	-0.86**	-0.95**	-0.92**
T (envés)	0.80**	0.51**	0.65**	0.81**
PTA		0.81**	0.88**	0.93**
PO			0.94**	0.77**
CRA				0.87**

^{1/} PAS = Potencial del agua en el suelo.

** Coeficiente de correlación significativo (P<0.01).

El PTA se comportó en forma lineal en relación al PAS en los experimentos 2 y 3 (Figura 1), en los cuales no se encontraron diferencias significativas entre cultivares, por lo cual se ilustra el comportamiento promedio de los mismos. Diferencias marcadas entre genotipos se observaron en la relación del PAS con el P0 para los experimentos 2 y 3, sobre todo en los tratamientos con mayor grado de sequía (Figura 2). En el experimento 2, el cultivar 'Meyer' mostró P0 más bajos que 'Prophet'. Las diferencias en P0 del cultivar 'Meyer' entre estos dos experimentos, se deben principalmente a la textura del medio de cultivo utilizando para cada caso (suelo en el experimento 2 y arena en el 3) ya que la tasa de abatimiento del agua aprovechable para la planta está asociada con la textura del suelo. En este caso, el experimento 2 tardó aproximadamente el doble de tiempo que el 3 para alcanzar similares potenciales hídricos en el suelo.

No obstante que se construyeron sellos especialmente diseñados para trabajar con los pecíolos irregulares de crambi, las mediciones del PTA consumieron mucho tiempo y se observó una mayor variación en esta técnica comparada con otras mediciones. El uso del PTA como indicador de la sequía es ampliamente usado en otras especies; sin embargo, no es particularmente práctico para discriminar germoplasma en crambi.

En cambio, el uso del osmómetro de presión de vapor parece ser una técnica más apropiada, ya que es práctica y capaz de distinguir pequeñas diferencias entre tratamientos. En estudios agronómicos el potencial hídrico de la planta se considera: $PTA = PT + P0$, donde PT es el potencial de turgencia y el P0 es el potencial osmótico. El PT no se midió en estos experimentos, pero pudo ser estimado bajo la suposición antes mencionada (Slatyer, 1962). De acuerdo a este planteamiento, en el experimento 3 resultaron PT negativos una vez que el PAS se hace más negativo que -6 bares (Figuras 1 y 2). Al respecto, Barrs (1968) ha estimado potenciales de turgencia negativos, principalmente para plantas xerófitas, de hasta -100 ó -150 bares; sin embargo, para plantas mesófitas los PT negativos que se han encontrado son de apenas unos cuantos bares de tensión. Los potenciales de turgencia negativos se deben posiblemente, a la disminución del potencial hídrico en la planta provocada por la alta demanda evaporativa, y a la consecuente tensión en las moléculas de agua en el xilema. Algunos investigadores no aceptan la posibilidad de PT negativos y adjudican la ocurrencia de éstos a errores en la medición. En este caso, el cultivar 'Meyer' en el experimento 3 resultó con PT negativo, aunque no se corroboró esta condición en otros experimentos, por lo cual se hace necesario continuar la investigación en este sentido. Con-

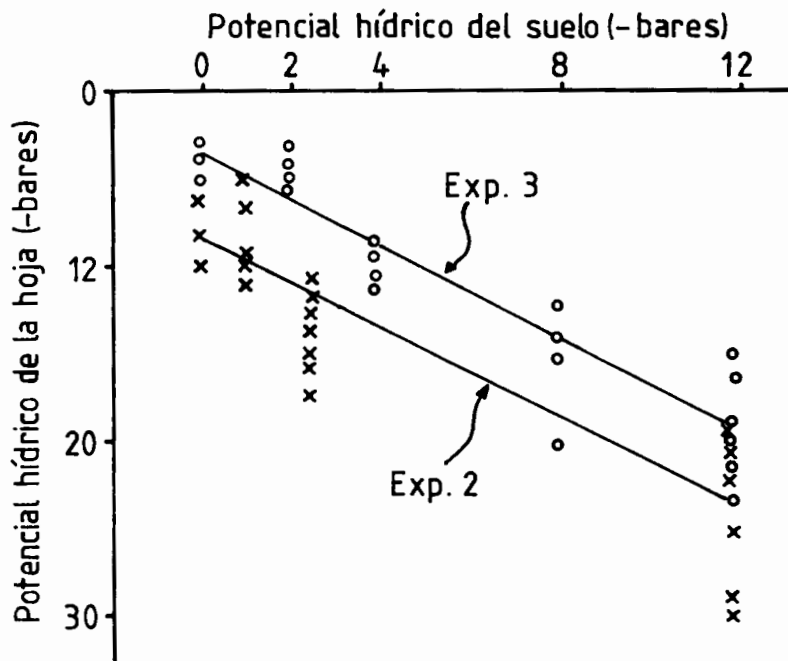


Figura 1. Potencial hídrico de la hoja en función del potencial hídrico del suelo.

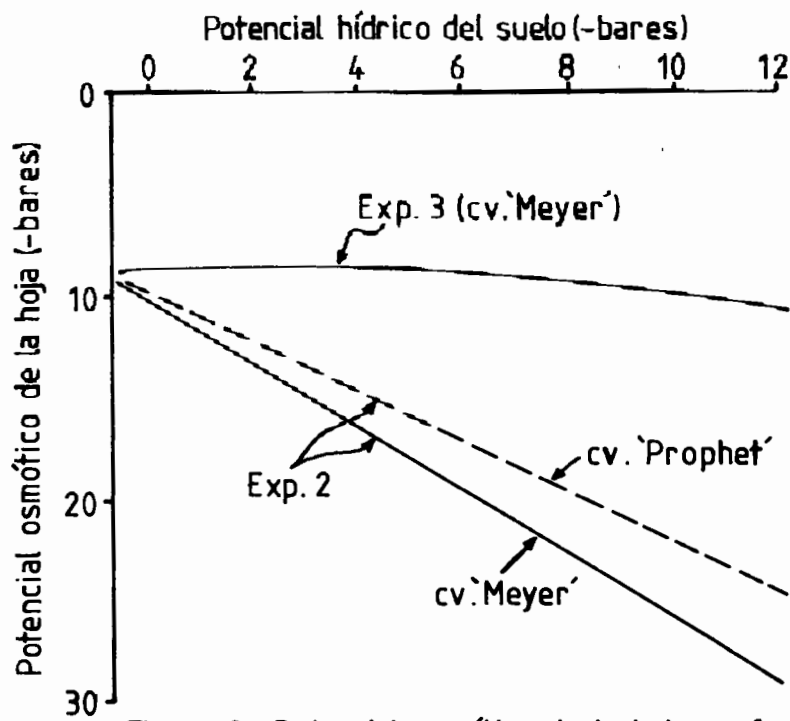
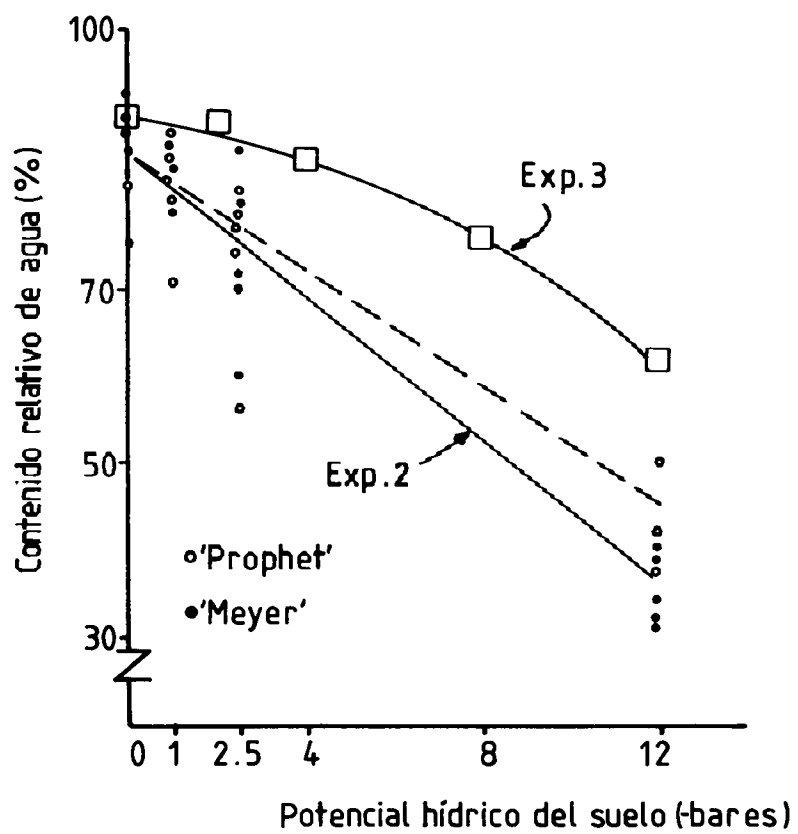


Figura 2. Potencial osmótico de la hoja en función del potencial hídrico del suelo.



Potencial hídrico del suelo (bares)
 Figura 3. Contenido relativo de agua en función del potencial hídrico del suelo.

forme las plantas permanecen con sequía, el P0 se convierte en el factor mayormente determinante del PTA, lo cual conduce a la conclusión de que cuando existe baja disponibilidad de agua en el suelo y alta demanda evaporativa debido a condiciones de aridez, el P0 simula el comportamiento del PTA.

Bajo condiciones comparables, los cultivares mostraron un comportamiento diferente, siendo sistemáticamente el cultivar 'Meyer' el que más redujo su P0. Esta mayor disminución del P0 al aumentarse el déficit de humedad en el suelo, se ha denominado "ajuste osmótico" (Ruf *et al.*, 1963; Jones y Turner, 1978) u "osmorregulación" (Meyer y Boyer, 1981). El mecanismo de osmorregulación tiene fundamental importancia en el mantenimiento del flujo de agua a través de la planta, para abastecer el agua necesaria para la transpiración y otros procesos fisiológicos (Turner y Begg, 1981).

El análisis del contenido relativo de agua (CRA) reveló un patrón muy similar al del P0 en los experimentos 2 y 3 (Figura 3). Con el CRA se explica la diferencia en P0 observada anteriormente; los resultados indican que el cultivar 'Prophet' tiene mayor capacidad para conservar agua que el cultivar 'Meyer'. El mecanismo de conservación de agua en el cultivar 'Prophet' también se evidencia por la mayor resistencia a la difusión estomatal de este cultivar (Chan y Fowler, 1984).

Los efectos de la sequía sobre los componentes del crecimiento en crambi (área foliar, peso seco de hojas, tallos y raíces) se evaluaron en el experimento 4, referente a ciclos de sequía (Cuadro 2 y Figuras 4, 5, 6 y 7). En general, se observó un efecto detrimental de la sequía sobre los componentes de crecimiento, lo cual es bien conocido (Begg y Turner, 1976; Turner y Begg, 1981) como el resultado de reacciones en cadena donde el papel central lo juega la reducción de la expansión celular (Sullivan y Eastin, 1974) causada por la falta de presión de turgencia (PT). El cultivar 'Prophet' mostró mayor área foliar y peso seco de hojas que el cultivar 'Meyer', lo cual puede asociarse con la mayor capacidad de 'Prophet' para conservar agua y, por ende, para mantener una mayor PT. Por otra parte, el área foliar y el peso seco de las hojas disminuyeron conforme se aumentaron los ciclos de sequía, en ambos cultivares. El cultivar 'Meyer' tuvo mayor peso seco de tallos que 'Prophet'; esta relación invertida obedece al diferencial que existe en el desarrollo ontogénico de los cultivares, donde 'Meyer' es más precoz y por tanto presenta la emisión de tallos florales más pronto que 'Prophet'. No se encontraron diferencias estadísticas signi-

Cuadro 2. Análisis de varianza. Experimento 4.

Fuente de variación	GL	SC	CM	F	NSO ^{1/}
Relación follaje/raíz (CV = 20.4%)					
Total (c)	31	18.595			
Repeticiones	3	1.751	0.5837	1.73	NS ^{2/}
Cultivares (Cv)	1	1.704	1.7040	5.05	0.04
Ciclos de sequía (CS)	3	5.731	1.9103	5.66	0.01
CS (lineal)	1	4.591	4.5910	13.61	0.01
CS (no lineal)	2	1.140	0.5700	1.69	NS
Cv x CS	3	2.323	0.7743	2.30	NS
Error	21	7.085	0.3373		
Contenido relativo de agua (CV = 4.0%)					
Total (c)	31	570.71			
Repeticiones	3	34.45	11.48	1.15	NS
Cultivares (Cv)	1	233.23	233.23	23.43	0.01
Ciclos de sequía (CS)	3	62.35	20.78	2.09	NS
CS (lineal)	1	4.86	4.86	0.49	NS
CS (cuadrático)	1	51.59	51.69	5.19	0.04
CS (cúbico)	1	5.80	5.80	0.58	NS
Cv x CS	3	31.63	10.54	1.06	NS
Error	21	209.06	9.95		
Floración (CV = 7.1%)					
Total (c)	31	991.47			
Repeticiones	3	27.09	9.03	0.83	NS
Cultivares (Cv)	1	731.53	731.53	67.61	0.01
Ciclos de sequía (CS)	3	4.34	1.45	0.13	NS
Cv x CS	3	1.34	0.45	0.04	NS
Error	21	227.16	10.82		

^{1/} Nivel de significancia observado.

^{2/} No significativo (P = 0.05).

ficativas entre cultivares para el peso seco de raíces, pero en ambos cultivares se observó una drástica disminución del peso de raíces al aumentar los ciclos de sequía.

La razón follaje/raíz (F/R) manifestó una relación lineal con los ciclos de sequía, con tendencia a aumentar conforme las plantas fueron sometidas a más ciclos de

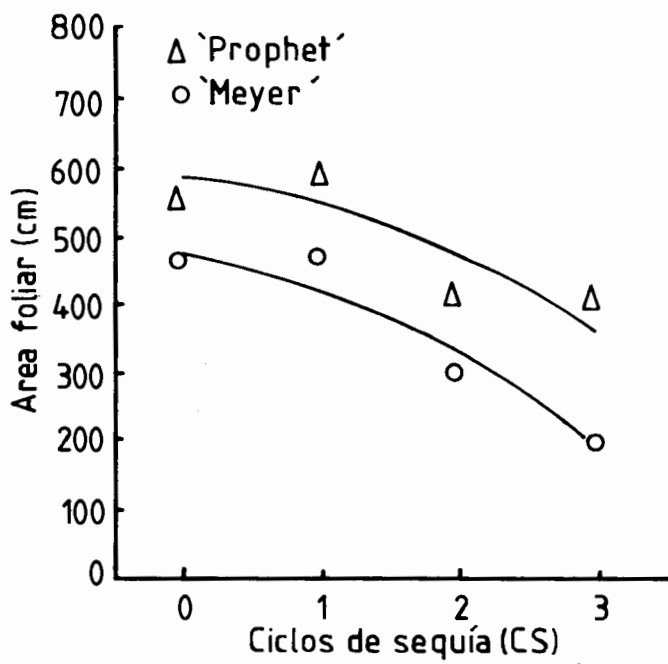


Figura 4. Area foliar en función de ciclos de sequía. Exp.4

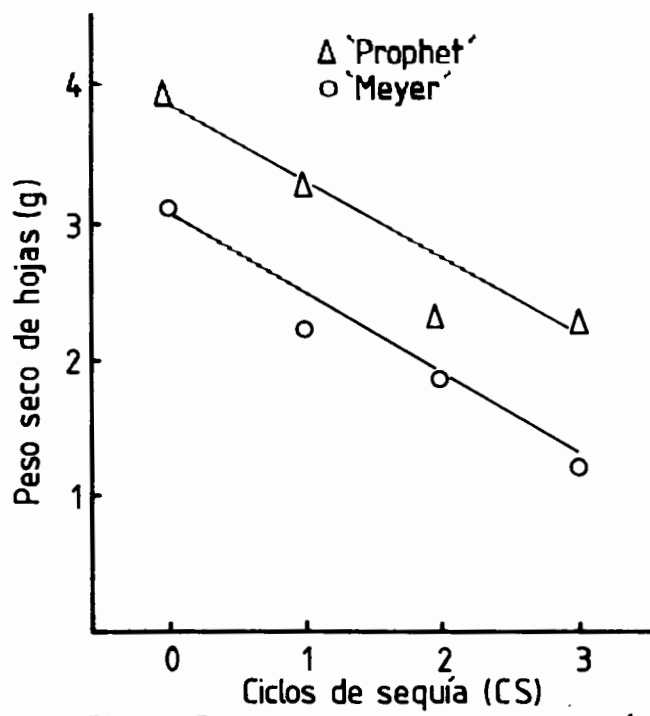


Figura 5. Peso seco de hojas en función de ciclos de sequía. Exp.4

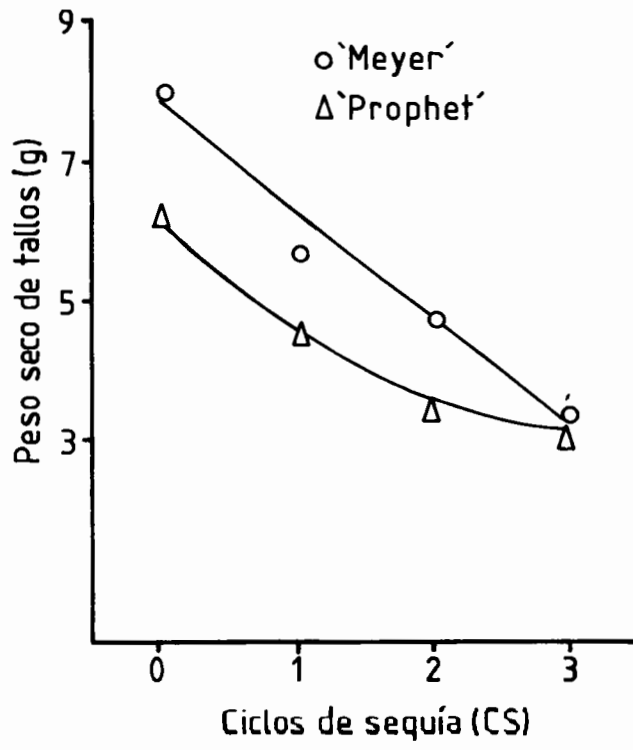


Figura 6. Peso seco de tallos en función de ciclos de sequía. Exp. 4.

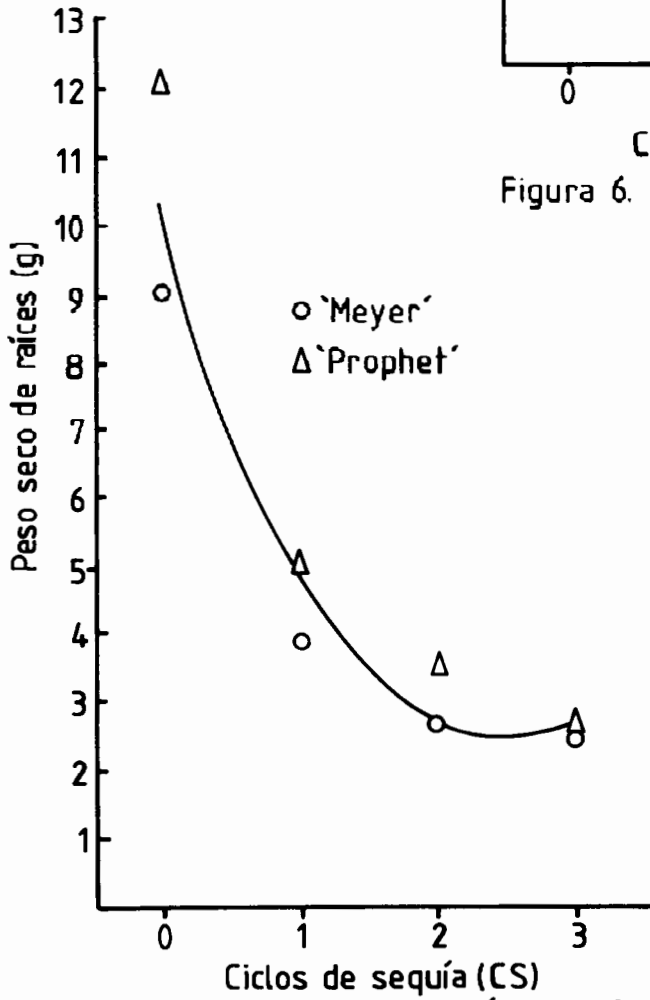


Figura 7. Peso seco de raíces en función de ciclos de sequía. Exp. 4.

sequía. El incremento en F/R se explica, en gran parte, por la drástica reducción del peso de raíces.

CONCLUSIONES

El mecanismo de conservación de agua en crambi puede ser identificado a través de la determinación del potencial osmótico (PO), el contenido relativo de agua (CRA) y/o la resistencia a la difusión (RD). Individualmente, todos estos indicadores apuntaron en la misma dirección, pero la combinación de ellos aporta un mejor entendimiento del estado hídrico que guarda la planta bajo condiciones de sequía. La determinación del potencial total de agua (PTA) con la bomba de presión fue laborioso y consumidor de tiempo en esta especie, y reveló información similar a las otras técnicas.

BIBLIOGRAFIA

- Barrs, H.D. 1968. Determinations of water deficits in plant tissues. In: T.T. Kozlowski (ed.). Water deficits and plant growth. Vol. 1. Development, control and measurement. pp. 236-368. Academic Press. New York.
- Begg, J.E. and N.C. Turner. 1976. Crop water deficits. Adv. Agron. 28: 161-217.
- Blum, A. 1974a. Genotypic responses in sorghum to drought stress. I. Response to soil moisture stress. Crop Sci. 14: 131-134.
- Blum, A. 1974b. Genotypic responses in sorghum to drought stress. II. Leaf tissue water relations. Crop Sci. 14: 691-692.
- Chan, C.J.L. 1986. Uso del agua por los vegetales (Teorías clásicas y avances recientes). Cuadernos de investigación No. 25. Universidad Autónoma de Zacatecas, México. 164 pp.
- Chan C., J.L. Fowler. 1984. Análisis porométrico en crambi (*Crambe abyssinica*, Hochst). Resúmenes del X Congreso Nacional de Fitogenética. Aguascalientes, México. p. 200.
- Dedio, W. 1975. Water relations in wheat leaves as screening test for drought resistance. Can. J. Plant Sci. 55: 369-378.
- El-Sharkawy, M.A. 1975. A note on methods for measuring the internal water status in leaves of sunflower plants (*Helianthus annuus* L.). The Libyan J. Agric. 4: 43-46.
- Jones, M.M. and N.C. Turner. 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. Plant Physiol. 61: 122-126.

- Henzell, R.G., K.L. McCree, C.M.H. van Bavel, and K.F. Schertz. 1975. Method for screening sorghum genotypes for stomatal sensitivity to water deficits. *Crop Sci.* 15: 576-578.
- Meyer, R.F. and J.S. Boyer. 1981. Osmoregulation, solute distribution, and growth in soybean seedlings having low water potentials. *Planta* 151: 482-489.
- Nelsen, C.E., G.R. Safir, and A.D. Hanson. 1978. Water potential in excised leaf tissue. Comparison of a commercial dew point hygrometer and a thermocouple psychrometer on soybean, wheat, and barley. *Plant Physiol.* 61: 131-133.
- Pearson, L.R. 1979. Breeding for drought resistance. What plant characteristics impart resistance? *Hort. Sci.* 14: 590-593.
- Quarrie, S.A. and H.G. Jones. 1979. Genotypic variation in leaf water potential, stomatal conductance, and abscisic acid concentration in spring wheat subjected to artificial drought stress. *Ann. Bot.* 44: 323-332.
- Richards, R.A. 1978. Variation between and within species of rapeseed (*Brassica campestris* and *B. napus*) in response to drought stress. III. Physiological and physicochemical characters. *Aust. J. Agric. Res.* 29: 491-501.
- Richards, R.A. and N. Thurling. 1979. Genetic analysis of drought stress response in rapeseed (*Brassica campestris* and *B. napus*). II. Yield improvement and the application of selection indices. *Euphytica* 28: 169-177.
- Ruf, R.H., R.E. Eckert, and R.O. Gifford. 1963. Osmotic adjustment of cell sap to increases in root osmotic stress. *Soil Sci.* 96: 326-330.
- Sammons, D.J., D.B. Peters, and T. Hymowitz. 1978. Screening soybean for drought resistance. I. Growth chamber procedure. *Crop Sci.* 18: 1050-1055.
- Shepherd, W. 1975. Indices of plant water status: some comparisons within and between crop species. *J. Appl. Ecol.* 12: 205-209.
- Simonelli, M.L.N. and L.A. Spomer. 1980. Preparation of customized pressure chamber seals for irregularly shaped, succulent organs. *Agron. J.* 72: 699-700.
- Slatyer, R.O. 1962. Internal water relations of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13: 351-378.
- Slavik, B. 1974. Determination of osmotic potential. In: B. Slavik (ed.). *Methods of studying plant water relations.* Academia Prague.
- Sullivan, C.Y. and J.D. Eastin. 1974. Plant physiological responses to water stress. *Agric. Meteor.* 14: 113-127.
- Turner, N.C. and J.E. Begg. 1981. Plant water relations and adaptation to stress. *Plant and Soil* 58: 97-131.