

El agua

Febrero de 2008
"2008 Año de la enseñanza de las ciencias"

De la molécula a la biósfera

Editores: Alberto Daniel Golberg; Alicia Graciela Kin



Ediciones

Instituto Nacional de
Tecnología Agropecuaria



PREFACIO

AGUA, ESPEJO DE LA VIDA

Hace muchos años la Editorial Universitaria de Buenos Aires (EUDEBA) publicó un libro muy interesante, su título era: “Agua, Espejo de la Ciencia”, se trataba de un volumen pequeño y muy atrayente el cual, utilizando al agua como *leit motiv*, recorría todo el ancho escenario de la ciencia.

Es posible que haya sido aquella obra la que impactó mi subconsciente e impulsó a solicitarle a algunos colegas su colaboración para escribir “**El agua: de molécula a la biosfera**”, pero en este caso, y como reflejo de aquel buen libro, propongo una variante para caracterizar la presente obra con el siguiente lema: “Agua, espejo de la vida”. En efecto, la vida le debe un importante tributo a esta molécula sin par. Cada vez que se envía un vehículo espacial con el objetivo de investigar las posibilidades de vida en otros mundos, una de las evidencias más importantes que se busca (quizá la de mayor relevancia) es la posible presencia actual o pasada de agua. Tal vez un escritor de ciencia ficción pueda escribir sobre planetas donde el agua ha sido reemplazada por otro compuesto, pero pienso que nadie sería capaz de tratar una realidad biológica concreta, aún de otros planetas, que no estuviera relacionada con el agua.

Los seres vivos del planeta Tierra estamos compuestos en gran medida de agua, también representa el vehículo donde suceden todas las reacciones de la vida y por lo que cuentan los científicos que han tratado el origen de los seres vivos en la Tierra, fue la presencia del agua lo que permitió la existencia de los seres vivos, fue en el caldo primitivo donde probablemente se generaron las macromoléculas que con el andar del tiempo engendraron las entidades vivas más primitivas. El agua también propició la vida al filtrar inicialmente la radiación ultravioleta que llegaba a la superficie terrestre en mucha mayor proporción que en la actualidad porque al parecer por ese entonces la tierra carecía de la capa protectora de ozono.

“**El agua: de la molécula a la biosfera**” se propone realizar un “*tour d’horizon*” de la biología utilizando al agua como lazo de unión, analizando los diferentes procesos donde participa y relacionándola con las estructuras de la vida.

La obra se inicia con un capítulo sobre las características físico-químicas de esta molécula excepcional: la primera vez que escuché a un profesor comparar la molécula de agua con la del anhídrido carbónico o la del dióxido de azufre haciendo hincapié en la particularidad de que estas últimas eran compuestos gaseosos de peso molecular 44 y 64 respectivamente, mientras que el agua de tan solo 18, a temperatura y presión normal es un líquido, quedé maravillado. Esa asimetría de cargas eléctricas de la molécula que determina la realización del puente de hidrógeno constituye un hecho trascendental, la química cósmica generó un compuesto único.

En mis clases de Fisiología Vegetal, cuando me toca introducir el capítulo de relaciones hídricas, suelo decirle a los alumnos que todo el tema del agua en la planta está relacionado con el movimiento: Movimiento desde el espacio extracelular hacia el interior de la célula, entre célula y célula o en el interior, su flujo en el citosol y desde este hacia las vacuolas, el núcleo o las diferentes organelas. Un hecho que intrigó durante mucho tiempo a los investigadores fue la alta velocidad de pasaje del agua hacia el interior celular, la permeabilidad de la membrana de fosfolípidos con moléculas de proteína no permitía explicar esa velocidad, hasta que hace algo más de una década se descubrieron las acuaporinas, canales formados en las membranas celulares, por proteínas, por donde el agua puede moverse a mayor velocidad que atravesando la capa de fosfolípidos. También ocurre movimiento a grandes distancias, a través del continuum suelo-planta-atmósfera, en este caso la transpiración determina el paso hacia la atmósfera en

fase vapor de grandes cantidades de agua que la planta ha absorbido del suelo mediante el sistema radical.

Al tratarse el tema de las relaciones hídricas en las plantas de manera secuencial, podría iniciarse con el capítulo del agua en el suelo; precediendo al del agua en la planta, o bien incluirse al finalizar este capítulo. En nuestra obra hemos mantenido la secuencia de la mayoría de los libros de Fisiología Vegetal, abordando en primer lugar el agua en el suelo y a posteriori su movimiento por la planta.

Un capítulo estrechamente relacionado con el precedente lo constituye el de las alteraciones sufridas por las plantas cuando la cantidad de agua que reciben por las lluvias no alcanza a compensar las pérdidas producidas por la transpiración o la que se produce de manera directa a partir de la superficie del suelo por evaporación, este desbalance ocasiona disturbios metabólicos y fisiológicos que inciden de manera determinante sobre su crecimiento y producción.

Una de las formas más frecuentes de aportar el agua requerida para maximizar su productividad es mediante el riego. Sin embargo esta práctica, cuando no se la realiza con criterios de sustentabilidad ha sido responsable en muchas regiones del mundo de la salinización del suelo y en casos extremos del abandono de extensas áreas cultivadas.

Desde el punto de vista agronómico -enfoque que hemos querido conferirle a esta obra- nos pareció de suma importancia incluir un capítulo sobre el metabolismo del agua en mamíferos rumiantes y monogástricos.

En el capítulo del agua en el ecosistema se realiza la síntesis del funcionamiento de un sistema ecológico modelado de manera primordial por el agua: el humedal, donde el agua se presenta de manera sobreabundante y las plantas han debido adaptarse a través de su historia evolutiva de diferentes maneras.

El agua sigue en la naturaleza un ciclo que parece perfecto, en ese ciclo puede pasar del estado líquido al gaseoso y en muchas ocasiones adquirir el estado sólido, de los espejos de agua pasa a la atmósfera, en fase gaseosa, por evaporación y de la atmósfera nuevamente a los espejos de agua o a las superficies emergentes, en fase líquida -lluvias- o sólida -granizo o nieve-; las plantas la absorben del suelo y la devuelven, en una gran proporción, a la atmósfera en fase vapor mediante el proceso transpiratorio. El citado capítulo además de presentar los aspectos físicos relacionados con el ciclo del agua, trata también la problemática que atañe al agua, relacionada con el cambio climático global.

En todos los capítulos se ha tratado de dar a esta obra -en la medida de lo posible- un sesgo regional, utilizando ejemplos de investigaciones realizadas en nuestro país.

Es importante destacar que, aparte del interés que este libro puede suscitar por su originalidad al tratar el tema del agua como *leit motiv* de la biología, su interés puede aumentar si se tiene en cuenta que en estos últimos tiempos el concepto clásico que se tenía del agua dulce como recurso natural inagotable ha cambiado y en la actualidad se ha llegado a considerar que el agua dulce también puede llegar a agotarse ya sea por sobreuso y/o por contaminación. Lo sucedido con el acuífero Ogallala, constituye un buen ejemplo de lo que puede depararle el futuro a los recursos hídricos de no implementarse políticas tendientes a racionalizar su utilización; en efecto, el citado acuífero que abastece de agua a siete estados de los Estados Unidos, aportando el agua para regar de 32 millones de hectáreas, de acuerdo con las predicciones de los hidrólogos, habrá de agotarse en los próximos cuarenta años de continuar con el actual ritmo de utilización.

Para la realización de esta obra se han convocado a destacados especialistas pertenecientes a distintas Universidades Nacionales, al CONICET y al INTA; todos ellos de reconocida trayectoria en los temas tratados en los distintos capítulos.

Alberto D. Golberg
Alicia G. Kin

La contribución académica de la obra “El agua: de la molécula a la biosfera” merece especial atención por parte de aquellos actores involucrados en el abordaje a la problemática del agua.

En sus diferentes escalas de percepción y con las complejidades propias de este objeto de estudio, los autores presentan con solvencia disciplinaria los distintos capítulos de este libro.

El desafío y la necesidad de aplicar un enfoque sistémico en estos sistemas complejos de organización biológica, de permanentes y múltiples interacciones, resulta clave para la interpretación y el entendimiento de estos procesos organizacionales.

Es imperativo que a este “*bien común y escaso*” se lo valore como unidad de organización y que se convierta en una fuente de permanente debate y en el desvelo en la elaboración de las políticas de estado.

El agua, sinónimo de vida y elemento indispensable para los procesos de regulación de los ecosistemas merece esta obra y muchas más.

Ing. Agr. (Dr.) Enrique M. Viviani Rossi
Director de la EEA Anguil “Ing. Agr. Guillermo Covas”

“El Agua: de la Molécula a la Biosfera” es una obra oportuna y necesaria, porque aborda la problemática del agua desde una perspectiva no común en las ciencias agrarias. Al atravesar diferentes niveles de complejidad y distintas escalas de espacio y tiempo, fluye desde los niveles de organización más simples hacia los más complejos.

Los capítulos iniciales ofrecen una recapitulación básica, quizás bastante explorada en la agronomía tradicional, que arranca con el rol del agua en la estabilidad estructural de las moléculas biológicas (Jonas), sus flujos en las células vegetales (Taleisnik), sus movimientos a través de la planta (Kin) y su dinámica y retención en el suelo y los cultivos (Buschiazzo, Aimar y Quiroga). Luego el libro se orienta, en sus capítulos intermedios, hacia aspectos eco-fisiológicos de la relación suelo-agua-planta-animal. Al abordar la fisiología del estrés hídrico (Golberg), la eco-fisiología de las plantas en condiciones de regadío (Cavagnaro), y la importancia del agua en la producción de animales domésticos (Stritzler y Rabotnikof), estos autores nos ayudan a entender conceptos esenciales y nos aportan algunos coeficientes técnicos que son alta utilidad potencial para administrar procesos productivos complejos. Los últimos

dos capítulos saltan directamente al nivel del ecosistema y al propio nivel global cuando el agua es integrada en un ciclo hidrológico que atraviesa distintos niveles y escalas geográficas y temporales. Se aborda con innegable solvencia el funcionamiento de los humedales del chaco argentino (Ginzburg y Adámoli), su rol regulador y su valor en la provisión de servicios ecológicos intangibles pero vitales. Asimismo, con ejemplos referidos a la provincia de Córdoba, el libro cierra con un atractivo capítulo sobre la variabilidad climática regional y su vinculación con el cambio climático (Seiler y Vinacur), mostrándonos cómo lo local conecta y retroalimenta con lo global.

Si bien se omite la hidrología de biomas muy importantes como los bosques, los pastizales, las áreas montañosas o las zonas costeras dedicados a la producción, la obra nos provee elementos y referencias bibliográficas que nos permiten complementar una búsqueda fructífera. Otro capítulo importante que seguramente encontrará lugar en ediciones ampliadas de este libro es de la dinámica del agua subterránea. Es éste un recurso de importancia mayúscula en la pampa argentina, que se puede convertir tanto en una bendición para los cultivos cuando subsidia a la planta en épocas de sequía, como en un demonio cuando su ascenso dispara anegamientos e inundaciones incontrolables, con secuelas de alto impacto social, económico y ambiental.

Una sorprendente mayoría de científicos ortodoxos consideran que, como ciencia madura que lo es, la Física ha alcanzado el “fin de la historia”. Que sus leyes y bases teóricas ya han sido establecidas, y que los nuevos conocimientos que se generen en adelante serán marginales y confirmatorios de lo que ya se sabe. Sin embargo, hay una nueva corriente de científicos que creen que no todo está dicho en esta poderosísima rama de la ciencia. Que la Física solo ha abordado una parte de la historia y que ha omitido un aspecto esencial: la noción de emergencia. La física de las propiedades emergentes abre un nuevo espacio de conocimiento que puede revolucionar la ciencia moderna. Según esta visión, grandes principios como la Ley de la Gravedad Universal de Newton, aplica bien a sistemas masivos, de gran escala espacial, pero pierde consistencia cuando se intenta aplicarla a niveles decrecientes de complejidad donde la masa, como factor modelador, pierde relevancia. Esto lleva a plantear que la Física tradicional no se ha ocupado de estudiar propiedades esenciales que emergen al saltar de un nivel a otro de complejidad. En cada salto aparecen interacciones que modifican las respuestas “indicadas” por leyes inmutables, y eso impone un límite al escalamiento lineal de procesos y mecanismos.

Sin embargo, esto no ha sido un secreto para el organicismo biológico, en particular para los ecólogos y todos aquellos que estudian sistemas complejos en el mundo de lo viviente. Las propiedades emergentes han sido causa de insomnio -¿y por qué no de pesadilla?- para muchos científicos de la biología, ya que sus resultados de laboratorio o de parcelas se tornaron inconsistentes cuando se intentó extrapolarlos a escalas mayores. Es cierto que todavía no se han encontrado reglas de escalamiento confiables en biología, sobre todo cuando se procura escalar información a niveles de paisaje y ecosistema. Pero sorprendentemente, algo que debió ocurrir tempranamente en la física, había ocurrido ya en la biología, una ciencia más nueva, en evolución, y todavía inmadura.

¿A qué viene el planteo de este dilema? A que esta obra que hoy tenemos en mano nos puede ayudar decisivamente a entender (aunque no resolver) que existen problemas de emergencia que se vinculan a distintos niveles y escalas biológicas. Una rápida lectura de los distintos capítulos nos permite reconocer que cada nivel o escala constituye, en sí mismo, un sistema del cual emergen propiedades singulares. Podemos entender la estructura molecular del agua y su rol en los organismos vivientes, pero este conocimiento no nos ayudará a entender cómo los humedales ofrecen una potente regulación de los flujos hídricos a escala de paisaje. Obviamente, desde el humedal tampoco podemos entender el rol molecular del agua en los seres vivientes. Las propiedades emergentes, sobre todo en elementos tan dinámicos como el agua, nos abren un espacio impensado para el progreso científico en distintos campos de la biología, y

esta es una contribución inicial que debemos festejar en esta obra. Hay que reconocerle el mérito de regalarnos una llave necesaria para abrir nuevas puertas al conocimiento.

Ernesto F. Viglizzo
Coordinador Nacional del Área Estratégica
de Gestión Ambiental del INTA

Water is a key compound in nature. It intervenes at a diversity of levels or organisation and is of prime importance for the future of agriculture and humanity. Also water is a very special molecule and the mechanisms and processes through which it is involved through the biosphere are really fascinating.

This book gives an interesting and original survey of the problematics of water. The authors have succeeded to translate their passion in their texts and this is quite nice and pleasant for the reader.

The presentation is rather complete going from the basic physical and chemical characters of the water molecule, to the more classical plant physiology approach found in textbooks on the subject. Nevertheless this book is not limited to plant physiology since there is a chapter of water in the soil and what is less usual a chapter on water in animals.

At the era of system and multidisciplinary approaches, works at different levels of integration and scales from molecular biology to whole plant physiology and beyond are more and more relevant. This book was written in that context and is therefore more than a classical textbook of plant physiology.

Information on animals (a chapter of its own) but also ecosystems (with the chapter on humid zones, marshes etc...) are given, the cycle of water (not so classic since revised in the context of climatic changes) is presented and all this is useful to the reader.

The book is written by a group of authors who have an implication on agronomy thus an attention given to agricultural issues in the choice of examples and in the manner to present the different topics.

An originality is the fact that the authors are all from Argentina and that efforts were made to choose examples applying to their country or region of the world. This has also implications for the some of the references cited. Thus the reader will find in this book more than just a good presentation of what could also be found in different textbooks available in English. Moreover he will find all the information gathered in a single volume.

The presentation and the content of the different chapters may at first sight seem classic but recent advances like those in cell plant physiology and molecular physiology are not ignored (aquaporins etc...). Modern issues like sustainability of agricultural systems, ecological awareness, climatic changes etc... are also clearly taken into account in the text even if they are not the object of a special chapter on its own (except to some extent for climatic changes).

There is little overlapping or repetition throughout the different parts of the book. Each chapter begins with a useful table of contents. They have generally no summary (except one)

but it is true that the introduction and conclusion often give a good idea of what could have been put in a summary.

The book is clearly written and is pleasant to read by anybody who has a sufficient knowledge of Spanish. It should be useful and instructive to students (graduate but also to some extent even undergraduate), teachers and scientists whatever they are related to agronomy or not, if they have an interest for the problematics of water.

Water has indeed a strong strategic importance and at the time of globalisation of commerce it is the object of struggles for its possession and marketing. An increase of frequency in the occurrence of problems of water due to climatic changes is likely to occur not only through drought spells but also through excesses associated with hurricanes and storms. Water will be even more than ever an important issue for a large amount of people thus the interest of a book like this. I recommend its reading.

J.F. Ledent

Unidad de Ecofisiología y de Mejoramiento Vegetal
(Unité d'Ecophysiologie et d'Amélioration végétale)
AGRO/BAPA/ECAV (ex ECOP-GC). Université catholique de Louvain (UCL),
Louvain-la-Neuve, Belgium.

LOS AUTORES

Jorge Adámoli: Ingeniero Agrónomo, UBA. Realizó estudios de postgrado en la Universidad de Montpellier obteniendo su Diplome d'Études Approfondies. Es miembro de la Carrera de Investigador del CONICET (Investigador Independiente) y Profesor Asociado en la Cátedra de Ecología Regional, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA. Sus temas de investigación están relacionados con estructura y función de humedales y ordenamiento territorial. jorge@bg.fcen.uba.ar

Silvia Beatriz Aimar: Licenciada en Geología de la UNLPam. Magister en Ciencias Agrarias, UNS. Jefe de Trabajos Prácticos en la Cátedra Edafología, Manejo, Conservación y Fertilidad de Suelos en la Facultad de Agronomía, y Profesora Adjunta de la Cátedra Edafología y Manejo en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UNLPam. Temas de investigación: erosión eólica. saimar@exactas.unlpam.edu.ar

Daniel E. Buschiazzo: Ingeniero Agrónomo graduado en la Facultad de Agronomía, UNS. Magister de la UNS. Doctorado en la Universidad de Hohenheim (Alemania). Es técnico investigador del INTA (Estación Experimental de Anguil). Profesor Titular en la Cátedra Edafología, Manejo y Fertilidad de Suelos en la Facultad de Agronomía, UNLPam. Realiza investigaciones fundamentalmente sobre efectos de la erosión eólica. buschiazzo@agro.unlpam.edu.ar

Juan Bruno Cavagnaro: Ingeniero Agrónomo de la Facultad de Ciencias Agrarias de la UNCuyo. Obtuvo su Maestría en la Universidad de Davis-California, USA. Miembro del CONICET y Profesor Titular de Fisiología Vegetal en la Facultad de Ciencias Agrarias de la UNCuyo. Líneas de investigación: ecofisiología de cultivos bajo riego y fisiología del estrés en pastizales naturales. bcavagnaro@fca.uncu.edu.ar

Rubén Ginzburg: Licenciado en Cs. Biológicas de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UBA. Es integrante del Laboratorio de Ecología Regional de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA. Línea principal de trabajo: aspectos ecológicos de los sistemas agrícolas. rubenginzburg@yahoo.com.ar

Alberto Daniel Golberg: Ingeniero Agrónomo, graduado en la Facultad de Agronomía, UBA. Magister en Fisiología Vegetal de la UNLP. Doctorado en la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad Católica de Lovaina (Bélgica). Es técnico investigador del INTA (Estación Experimental de Anguil) y Profesor Titular en la Cátedra Fisiología Vegetal en la Facultad de Agronomía, UNLPam. Realiza investigaciones sobre estrés hídrico en plantas. golberg@agro.unlpam.edu.ar

Olga A. Jonas: Licenciada en Bioquímica, graduada en la UNS. Master en Formación en Docencia Universitaria de la Universidad de Barcelona (España). Profesora Asociada de Química II en la Facultad de Agronomía, UNLPam. Ha realizado trabajos de bioquímica del estrés, realiza investigaciones de caracterización de genotipos de gramíneas mediante su ADN. jonas@agro.unlpam.edu.ar

Alicia Graciela Kin: Ingeniera Agrónoma, graduada en la Facultad de Agronomía de la UNLPam. Doctorada en la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad Católica de Lovaina (Bélgica). Profesora Adjunta en la Cátedra Fisiología Vegetal en la Facultad de Agronomía, UNLPam. Temas de investigación: estrés abiótico y germinación de especies nativas. kin@agro.unlpam.edu.ar

Alberto Raúl Quiroga: Ingeniero Agrónomo egresado de la Facultad de Agronomía, UNLPam. Master en Ciencias Agrarias y Doctorado en Agronomía en la UNS. Es técnico investigador en Manejo de Suelos en el INTA (Estación Experimental de Anguil) y Profesor Adjunto de Edafología en la Facultad de Agronomía, UNLPam. Participa en el dictado de cursos de postgrado en: Manejo de Suelos, Física de Suelos, Siembra Directa en la Facultad de Agronomía, UBA; Sistemas de producción ganadera (Facultad de Agronomía, UCCor). Coordinador de diversos proyectos. Sus investigaciones se relacionan con la tecnología de la siembra directa y sus efectos sobre el suelo. quiroga@agro.unlpam.edu.ar

Celia Mónica Rabotnikof: Ingeniera Agrónoma, graduada en la Facultad de Agronomía, UBA y Master en Formación en Docencia Universitaria, de la Universidad de Barcelona (España). Actualmente es Profesora Adjunta en la Cátedra Sistemas de Producción Animal I (Rumiantes) y docente Cátedra de Nutrición Animal carrera de Agronomía, Facultad de Agronomía, UNLPam Líneas de investigación: evaluación de forrajeras para la Región Pampeana Semiárida y estudio de procesos, de uso y recuperación de especies nativas componentes del pastizal del bosque de caldén. rabotnikof@agro.unlpam.edu.ar

Roberto Seiler: Ingeniero Agrónomo, del Instituto de Ciencias Agronómicas (hoy Facultad de Ciencias Agropecuarias), UNCor. Ph D. en Meteorología Agrícola y Biometeorología, University of Missouri - Columbia, MO, USA. Profesor Titular Efectivo de Agrometeorología. Miembro de la Carrera del Investigador del CONICET. Líneas de investigación: efecto del cambio climático y variabilidad climática sobre la producción agropecuaria. Vulnerabilidad y adaptación de los productores agropecuarios al cambio y a la variabilidad climática. rseiler@ayv.unrc.edu.ar

Néstor Pedro Stritzler: Ingeniero Agrónomo, Facultad de Agronomía, UBA. Doctor of Philosophy (Ph.D.), Royal Veterinary and Agricultural University. Copenhagen (Dinamarca). Actualmente es Asistente Regional de Investigación, Experimentación y Vinculación Tecnológica, Centro Regional La Pampa – San Luis, INTA y Profesor Titular en la Cátedra Nutrición Animal, Facultad de Agronomía, UNLPam. Líneas de investigación: evaluación cuali-cuantitativa de alimentos para rumiantes, suplementación de nutrientes. NStritzler@lapampa.gov.ar

Edith Taleisnik: Realizó estudios de Biología en la UNCor y obtuvo su doctorado en la Universidad Ben Gurion (Israel). Es investigadora independiente del CONICET con sede en el Instituto de Fisiología Vegetal y Fitopatología del INTA y profesora en la Cátedra Fisiología Vegetal en la Facultad de Agronomía de la Universidad Católica de Córdoba. Su tema de investigación está relacionado con el efecto de la salinidad en las plantas. etaleisnik@correo.inta.gov.ar

Marta Graciela Vinocur: Ingeniera Agrónoma, con orientación Zootecnia, Facultad de Agronomía. UBA. Master of Science in Crop and Soil Sciences, Michigan State University, College of Agriculture and Natural Resources, Department of Crop and Soil Sciences, East Lansing, Michigan, USA. Profesora Adjunta Agrometeorología, Facultad de Agronomía y Veterinaria, UNRC. Línea de trabajo: efecto del cambio climático y variabilidad climática sobre la producción agropecuaria. Vulnerabilidad y adaptación de los productores agropecuarios al cambio y a la variabilidad climática. mvinocur@ayv.unrc.edu.ar

INDICE

x. Prefacio: Agua, espejo de la vida

xx. Los autores

1. La molécula de agua

(Olga A. Jonas)

2. Flujos de agua en células vegetales

(Edith Taleisnik)

3. El agua del suelo

(Daniel E. Buschiazzo, Silvia B Aimar & Alberto R. Quiroga)

4. Movimiento del agua a través de la planta

(Alicia G. Kin)

5. Las plantas frente a la limitación hídrica

(Alberto D. Golberg)

6. Ecofisiología de las plantas bajo riego

(J. Bruno Cavagnaro)

7. El agua en los animales domésticos de producción

(Néstor P. Stritzler & Celia M. Rabotnikof)

8. El agua y la influencia de los humedales en la estructura y funcionamiento del paisaje: el caso de la región chaqueña

(Rubén Ginzburg & Jorge Adámoli)

9. El ciclo del agua en la naturaleza y los impactos del cambio climático y de la variabilidad climática

(Roberto A. Seiler & Marta G. Vinocur)

LA MOLECULA DE AGUA

1

Olga A. Jonas

- 1. Agua y vida**
- 2. El agua como principio de las cosas en el pensamiento antiguo**
 - 2.1. Tales y los presocráticos*
- 3. El agua como sustancia primaria y el sauce de van Helmont**
- 4. Estructura de la molécula de agua**
 - 4.1. Composición de la molécula*
 - 4.2. El agua está compuesta por hidrógeno y oxígeno en sus diversos isótopos*
 - 4.3. Estructura electrónica y molecular*
 - 4.4. El puente de hidrógeno*
 - 4.5. Agua líquida*
 - 4.6. Hielo*
- 5. Propiedades químicas y físicas de la molécula de agua**
 - 5.1. Propiedades del vapor de agua. Presión de vapor*
 - 5.2. Las notables relaciones térmicas del agua*
 - 5.3. Autoionización del agua*
 - 5.4. Propiedades redox del agua*
 - 5.5. Comportamiento eléctrico: el agua es un dieléctrico*
 - 5.6. Interacción con electrolitos*
 - 5.7. Interacción del agua con otras sustancias*
 - 5.8. Interacción del agua con superficies polares*
 - 5.9. Interacción del agua con sustancias no polares*
 - 5.10. Tensión superficial*
 - 5.11. Ascenso capilar*
- 6. Potencial químico del agua**
 - 6.1. Energía libre y potencial químico*
 - 6.2. Análisis del potencial químico*
 - 6.3. Actividad del agua y presión osmótica*
 - 6.4. Presión mátrica*
 - 6.5. Potencial agua*
- 7. Agua y biomoléculas**
 - 7.1. Agua y estructura de glúcidos*
 - 7.2. Agua y estructura de proteínas y ácidos nucleicos. ¿Qué pasa con el agua al interaccionar con polielectrolitos?*
 - 7.2.1. Caso particular de las proteínas*
 - 7.2.2. Caso particular de los ácidos nucleicos*
 - 7.3. ¿Cómo impactan las propiedades del agua en los seres vivos?*
 - 7.4. Efectos del congelamiento en los seres vivos*
- 8. ¿Cómo ingresa el agua al interior de los seres vivos?**
- 9. Agradecimiento**
- 10. Bibliografía**

1. Agua y vida

«Donde hay agua, hay vida». Daniel de Pablo¹, contundente y seguro se refería a Marte, y a la reciente comprobación de que, efectivamente, hay agua en el planeta rojo.

¹ Daniel De Pablo es Ingeniero de la Agencia Espacial Europea. <http://www.infoastro.com/200401/27agua.html>

Inmediatamente agregó: «pudo haber habido vida en Marte»; «no es seguro»; y, por último: «el agua y la vida están muy correlacionados».

Me resultó interesante introducir el tema central de esta obra a través de quien, reflexionando sobre el tono de lógica aplastante con el que generalmente se afirma que si hay agua hay vida, se pregunta si en realidad hay vida donde hay agua.

El biólogo continúa su análisis considerando que el agua y la vida están muy correlacionadas, claro... en la Tierra. *“Resulta que nuestro planeta está infestado de seres vivos que viven en (o de, o con), el agua, y que gustan de multiplicarse mucho y adaptarse a variadísimas circunstancias. Por eso, salvo excepciones, uno encontrará seres vivos en casi cualquier "agua" que examine. Y, también, salvo excepciones, encontrará agua en las proximidades de casi cualquier ser vivo que pille. Así que, efectivamente, la correlación agua-vida, es brutal... en la Tierra. ¿Y en otros lugares del universo? Pues, señores ingenieros, no lo sabemos. Díganse a la gente, no les engañen, o no se engañen ustedes mismos: No lo sabemos. No lo sabemos, porque no tenemos prácticamente ni idea sobre esa "pequeña cuestión": el origen de la vida. En cierto viaje que hice a Australia, escuché una vez la conversación de un par de canguros. Discutían cuán probable era la presencia de congéneres suyos en otros continentes lejanos. «Lo importante es saber si hay hierbas fuera de Australia» - dijo el mayor de los dos. Y sentenció: «Donde hay hierbas, hay canguros».*

2. El agua como principio de las cosas en el pensamiento antiguo

La última fase del período más antiguo de la civilización griega que corre desde principios del siglo VI a mediados del siglo V a.C., se caracteriza por un imponente fenómeno cultural: la afirmación autónoma de la reflexión filosófica en una sucesión de doctrinas, que disputan al mito cada vez más victoriosamente, el terreno de la interpretación de la naturaleza. En la especulación filosófica, el problema de la naturaleza o Naturismo se desarrolló durante el período denominado presocrático, que como todas las manifestaciones de la civilización helénica, comenzaron a florecer en la periferia del mundo griego (Lamanna, 1970).

El primer estímulo para la reflexión científica y filosófica lo ofrece la mutabilidad continua de los fenómenos y la multiplicidad indefinida de los objetos de la naturaleza tal como aparecen a la observación inmediata. Si pensamos en los hechos físicos y meteorológicos más comunes, el agua líquida se vuelve sólida por congelamiento, y en otras condiciones se evapora. ¿Qué es lo que permanece idéntico y constante a través de esta variación de estados físicos?. La mente siente la necesidad de buscar bajo la variación, algo constante; de reducir la multiplicidad a la unidad para orientar el pensamiento y voluntad. La búsqueda de invariantes tanto estáticas como dinámicas de cambio y movimiento, fueron objeto de estudio desde la antigüedad. Buscar el principio de las cosas es preguntarse: ¿Cuáles son los elementos de la materia, los cuerpos más simples de los que derivan en su complejidad y variedad los objetos y hechos de la naturaleza?. ¿Cuáles son las fuerzas en virtud de las cuales lo uno se desintegra en lo múltiple y lo permanente engendra lo variable?.

2.1. Tales y los presocráticos

Los presocráticos buscaban las explicaciones de todos los fenómenos naturales en términos de algún elemento fundamental. En Mileto, Tales, Anaximandro y Anaxímenes postulaban como realidad primera a una materia primordial, viviente y única, indefinida en su extensión y carácter, de la que el mundo y todas las cosas que contiene se desarrollan espontáneamente. Tales lo llamó Humedad o más exactamente “lo húmedo” (*lo hygrón*), siendo

este principio vital propio de una observación ingenua y un sentido común primitivo. “Todo es agua y la Tierra es un disco de agua solidificada flotando en un océano entre vapores”.

El pensamiento filosófico de Tales promueve un salto cualitativo hacia la interpretación material de la naturaleza. Tales creía que el agua era la sustancia original del universo de la cual todo había surgido, y a la cual todo debía retornar en última instancia. Las palabras de Tales reconocían la ubicuidad y las propiedades desusadas del agua, que se presentaba ante sus sentidos en sus tres estados: sólido, líquido y gaseoso. Hoy sabemos que todos los elementos naturales aparecen en alguna parte del universo en las mismas tres formas que lo hace el agua sobre la Tierra. Decimos que el oxígeno es un gas, pero a muy bajas temperaturas se convierte en un líquido azul pálido y a temperaturas aún menores es un sólido del mismo color. Estas tres formas, estados o fases de la materia son funciones de la temperatura y la presión.

Anaximandro consideraba este mundo como una concurrencia de cualidades opuestas que mantienen entre sí una guerra constante. Hablaba de 4 cualidades primarias: lo caliente y lo frío, lo húmedo y lo seco. Analizaba el proceso cíclico que las vinculaba: el agua apaga el fuego y el calor del sol seca el agua; esto se reiniciaba eternamente. Anaximandro hablaba del apeirón, que no contiene límites externos ni internos. Según él, aquella masa originaria estaba en incesante movimiento, y en consecuencia las cualidades opuestas o las sustancias que las contienen empezaron a separarse, de donde se originó la simiente del mundo: lo frío y húmedo dio origen a la Tierra y al agua y lo caliente y seco dio origen al sol, la luna y las estrellas. Finalmente la vida resulta de la humedad sometida al calor.

Aristóteles decía sobre Tales² : “probablemente sacó su idea de que el alimento de todas las cosas es la humedad, y que el calor mismo es engendrado por la humedad y conservado por ella. La simiente de todas las criaturas tiene una naturaleza húmeda, y el agua es el origen de la naturaleza de las cosas húmedas”. La orientación del pensamiento que insinúa Aristóteles, es la que vincula el agua a la idea de vida. La humedad en cuanto parte necesaria del alimento y de la simiente, y el hecho que el calor vital, el calor de un cuerpo vivo es siempre un calor húmedo. Debemos considerar que a la materia única fuente de toda existencia, se la consideraba dotada de espíritu o vida.

El pensamiento griego a la hora de formular su concepción sobre el origen del mundo, partió tanto del mito como de la ciencia. Así, a partir del mito surgieron toda una serie de relatos sobre dioses y héroes legendarios y, a partir de la ciencia, apareció la respuesta racional, ofrecida por filósofos como Tales de Mileto o Pitágoras. Homero y Hesíodo en los siglos VIII y VII a.C., enfocaron el origen de las cosas desde un punto de vista mítico, es decir proyectándolo idealmente a través de las Musas. En Homero puede rastrearse una concepción popular e ingenua del Universo. Según la concepción popular transmitida por Homero, Océano era un inmenso río que fluía en torno al disco terrestre. Como río que circunda la Tierra era la fuente de todas las cosas. Al mismo tiempo era un río refluyente que rodeaba la superficie de la tierra y volvía sobre sus pasos iniciales. El Mito del Sol, que tras cruzar el cielo con sus caballos, navega en un cuenco de oro a través de la corriente del océano en dirección norte regresando al este antes del alba, presupone esta imagen de río circundante, ya que el sol pasaría por detrás de la tierra dando una vuelta a la misma como hacia el río. Es muy posible que Tales basara en esa concepción homérica de Océano, su idea de que la tierra flota sobre el agua y que el agua es el origen de las cosas. Tales buscó el origen de las cosas en las cosas mismas, en su composición material, y puso en la naturaleza lo que los poetas colocaban en el Olimpo. Hizo la genial transposición de lo mítico a lo material.

² Aristóteles, como Tales, procedía por conjeturas. Para los tiempos de Aristóteles, todos los escritos de Tales se habían perdido.

3. El agua como sustancia primaria y el sauce de van Helmont

A principios del siglo XVII cerca de Bruselas, el fisiólogo flamenco Jan Baptista van Helmont interpretó que el agua era el precursor último de todo lo tangible, haciendo crecer un sauce en una maceta con suelo al que agregaba agua en cantidades medidas. A diferencia de los antiguos griegos cuyo pensamiento era predominantemente especulativo, van Helmont realizó un experimento cuantitativo. La obligatoria reclusión a la que lo obligó la Inquisición desarrolló en él la paciencia necesaria para tomar 90 kg de suelo secado en estufa, colocarlo en una maceta, plantar una semilla de sauce de unos pocos gramos, regar regularmente con cantidades medidas de agua de lluvia, y esperar 5 años. Entonces pesó el árbol sin las hojas que llegó a 74 kg y el suelo que solamente había perdido unos pocos gramos. Van Helmont no incluyó el peso de las hojas que se cayeron en cada otoño. Si bien es posible ver que el peso del suelo prácticamente no cambió mientras que el del árbol ganó masa a pesar de haberse desestimado el peso de las hojas, los números sonaron irrefutables.

Van Helmont podía sostener que esos 74 kg provenían del agua, ya que sugerir que vinieran del aire hubiera sido absurdo en aquellos tiempos. Este experimento tiene la belleza de la claridad y está fortalecido por la confiabilidad de la cuantificación que transforma la anécdota en un resultado científico. Sin duda van Helmont estaba errado ya que el árbol no está hecho a partir del agua, sino del CO₂ absorbido por las hojas y minerales absorbidos por la raíz, que son convertidos en masa vegetal por medio de la fotosíntesis.

Es difícil responsabilizar tanto el diseño del experimento como la lógica de la experimentación, para los años y los conocimientos que se manejaban en la época de van Helmont. La enseñanza que puede desprenderse del hecho relatado es que si una parte importante de la complejidad está sin ser revelada, algo que parece obvio puede de hecho ser fundamentalmente erróneo (Ball, 2005).

4. Estructura de la molécula de agua

El agua es esencial para la estabilidad estructural de las moléculas biológicas y por lo tanto para la integridad de las células, tejidos, y los organismos como un todo. Los fenómenos bioquímicos están íntimamente relacionados con el agua debido a que las células son soluciones en donde el solvente es precisamente esa molécula. Por tanto las propiedades estructura-función de las biomoléculas están directamente relacionadas con las características de la molécula de agua.

4.1. Composición de la molécula

John Dalton (1766-1844), a quien se considera el padre del atomismo moderno, consideró que la unidad esencial del agua era una partícula formada por un átomo de hidrógeno y otro de oxígeno. Mientras Dalton estudiaba las combinaciones químicas desde el punto de vista de los pesos de las sustancias componentes, Gay Lussac (1778-1850) lo hacía desde el punto de vista de los volúmenes, y concluyó que la verdadera relación de combinación es de dos volúmenes de hidrógeno a uno de oxígeno. Interpretados a la luz de la teoría atómica, los resultados de Gay-Lussac parecían indicar con suma claridad que volúmenes iguales de gases distintos contenían iguales cantidades de partículas. Como su teoría colisionaba con la propuesta por Dalton, la controversia fue salvada por Avogadro (1776-1856) quien propuso que las partículas de los compuestos gaseosos podían ser grupos de átomos que él llamó “moléculas constitutivas”. Así la reacción de los gases para producir agua obedece a una reacción como la siguiente:



La integridad del átomo se mantiene mediante este supuesto, y también explica la menor densidad del vapor de agua respecto del oxígeno. En su momento, la proposición de Avogadro no tuvo aceptación, y pasaron muchos años hasta que la fórmula del agua como H_2O y no como OH fuera acordada en el encuentro de Karlsruhe en 1860, convocada por el alemán Friedrich Kekulé (1826-1896). El congreso se realizó en septiembre de 1860 y duró tres días. En el primer día el anfitrión mismo, Kekulé, discutió con el joven químico siciliano Stanislao Cannizzaro (1826-1910) sobre la diferencia entre moléculas “químicas” y “físicas”. Lo que estaba en discusión era la existencia real y concreta de los átomos y las moléculas. Este tipo de escollos llevaron a que se abandonara finalmente la decisión de votar una nomenclatura en tanto no hubiera un acuerdo sobre los fundamentos o, sobre “lo que hay” (Galagovsky, 2005).

Sólo nueve años pasaron desde el congreso hasta que el ruso Dimitri Mendeleiev (1834-1907), quien había estado en Karlsruhe en 1860, presentó la llamada “clasificación periódica” de los elementos. Con su maravilloso descubrimiento, se legitimó la suposición de la existencia de relaciones de dependencia recíproca entre las estructuras de los diversos átomos. Mendeleiev a su vez fue capaz de predecir la existencia de elementos que aún no se habían descubierto, sustentándose en la periodicidad de propiedades físicas y químicas de los mismos.

4.2. El agua está compuesta por hidrógeno y oxígeno en sus diversos isótopos

Los isótopos presentes son: ^{16}O ; ^{17}O ; ^{18}O ; ^1H ; ^2H deuterio (D); ^3H tritio (T)³.

Puesto que tanto el oxígeno como el hidrógeno poseen varios isótopos naturales podrían formarse varias especies de moléculas de agua. Pero las que abundan en la naturaleza en porcentajes de aproximadamente 0.2; 0.04 y 0.03 por ciento son las de $\text{H}_2\ ^{18}\text{O}$, $\text{H}_2\ ^{17}\text{O}$ y HDO ; el resto corresponde casi exclusivamente al $\text{H}_2\ ^{16}\text{O}$. Desde un punto de vista químico todas estas especies moleculares son semejantes pero presentan diferencias en los siguientes aspectos: en los seres vivos los puentes de hidrógeno⁴ entre moléculas con distinta proporción de isótopos es diferente. En agua pesada solamente pueden vivir especies mutantes de algas y bacterias. De agua tritiada hay solamente trazas, y esa especie es cuantitativamente importante en aguas subterráneas. Como se sabe, los isótopos estables deuterio (^2H) y oxígeno-18 (^{18}O) proporcionan información, entre otras cosas, sobre el origen del agua y sobre las relaciones entre distintos tipos de aguas. Las moléculas de agua que llevan incorporados estos isótopos pesados tienen un comportamiento algo diferente al que tienen las moléculas ligeras más abundantes formadas con ^1H y ^{16}O en los diferentes procesos que tienen lugar durante el ciclo hidrológico. Ello se debe, principalmente, a la menor presión de vapor de aquéllas moléculas más pesadas.

Un factor muy importante que determina en muchos casos la composición isotópica del agua es la evaporación. Debido a la mayor presión de vapor de las moléculas ligeras, éstas escapan preferentemente a la atmósfera cuando el agua experimenta evaporación y el agua residual se concentra en los isótopos pesados. Por otra parte, debido a los cambios térmicos experimentados por la atmósfera hace que los lagos y embalses presenten oscilaciones

³ Los átomos de tritio que ingresan al organismo como gas (T_2) o como agua tritiada (HTO) emiten partículas Beta, ionizantes, que pueden dañar las células y el material genético (ADN). Si el daño afecta los genes que controlan la división celular, existe la posibilidad de que se formen una o más células cancerosas. Dado que la vida media del tritio 3 es de 12-43 años, esto puede ocurrir incluso varios años después de que ingresa al organismo".

⁴ Para explicación de puente de H, ver punto 4.5.

estacionales de composición isotópica, las cuales dependen de los caudales que llegan a los mismos y de su composición isotópica.

De una forma general, puede afirmarse que las aguas subterráneas de una zona determinada que tienen un origen diferente tienen también una composición isotópica distinta. Generalmente, lo inverso suele ser también válido, aunque no siempre. Es decir, aguas con parecida composición isotópica pueden tener un origen diferente, dependiendo de las condiciones locales. Pequeñas actividades de tritio, son producidas de forma natural en la alta atmósfera a partir de determinadas reacciones nucleares inducidas por los neutrones liberados en la misma por la radiación cósmica de origen extraterrestre. Este tritio natural se incorpora al ciclo del agua como precipitación en forma de agua tritiada (THO), produciendo concentraciones muy pequeñas pero que son medibles perfectamente con las técnicas que se dispone en la actualidad.

Sin embargo, durante los últimos 45 años, las precipitaciones de todo el globo y, principalmente, las del hemisferio Norte, han contenido concentraciones de tritio muy superiores a las producidas de forma natural, debido a los ensayos nucleares realizados en la atmósfera, principalmente, durante las décadas de los años 50 y 60. Este tritio ha producido el marcado natural de todas las aguas meteóricas del globo y, por tanto, también de los acuíferos donde se produce una renovación rápida del agua. Debido al origen reciente del tritio termonuclear y al período de semidesintegración de este isótopo (12-43 años), el tritio se utiliza en Hidrología para identificar aguas modernas, es decir, aguas infiltradas en el subsuelo a partir del año 1952, fecha en que se iniciaron los ensayos termonucleares. Las aguas de precipitaciones anteriores a este año tendrían en la actualidad concentraciones difícilmente detectables.

Las diferentes formas isotópicas del agua pueden prepararse en laboratorio para facilitar estudios experimentales. La entrada de agua en la planta y su participación en transformaciones químicas puede ser analizada a partir del contenido de deuterio de reactantes y productos. El agua tritiada proporciona un medio para medir la tasa de difusión en el tejido vegetal. Una forma de trazar las vías metabólicas en las que está involucrada el agua, es reemplazando el isótopo O^{16} por el O^{18} . Este “marcado” del agua fue usado para demostrar que el O_2 liberado durante la fotosíntesis, proviene del H_2O y no del CO_2 .

4.3. Estructura electrónica y molecular

La fórmula del agua es H_2O , pero los átomos de hidrógeno están intercambiándose constantemente debido a procesos de protonación y desprotonación, proceso que es relativamente lento a pH 7 y genera un tiempo de residencia para el protón del orden del milisegundo. Al ser estos tiempos superiores a la vida media de los puentes de hidrógeno se considera que el agua es una estructura permanente (Carlevaro, 2002).

La distribución de los electrones en cada molécula de agua, determina la asimetría de cargas positivas (sobre los hidrógenos) y negativas (sobre el oxígeno). La molécula resultante posee un momento dipolar permanente, lo que significa que las cargas positivas y negativas no están dispuestas simétricamente alrededor de un punto.

La estructura electrónica de la molécula es el resultado de la combinación de orbitales atómicos. La explicación más satisfactoria para la estabilidad de la molécula es la hibridación sp^3 de los orbitales del oxígeno que genera una configuración tetrahédrica. Como puede verse en la Figura 1 los dos pares de electrones sin compartir del oxígeno ocupan dos de los cuatro orbitales híbridos. Como ese par de electrones está totalmente expuesto, la energía de la molécula tiende a minimizarse reduciendo el ángulo de la molécula que resulta diferente a lo

que correspondería en un tetraedro regular (ver Tabla 1). La separación de cargas resultante genera su polaridad característica.

La geometría molecular no coincide con la electrónica debido al par de electrones libres, y es angular plana.

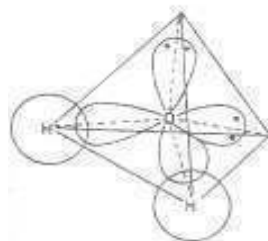


Figura 1. Estructura electrónica de la molécula de agua.

Tabla 1. Dimensiones de la molécula de agua.

	H₂O	D₂O	HDO
Longitud de enlace 10⁻⁸ cm			
Molécula libre	0.9575	0.95718	0.9571
Molécula unida con enlaces de hidrógeno	0.97-1.01		
Angulo HOH (β)			
Molécula libre	104.474°	104.523°	104.529°
Molécula unida	105-109°		

Nota: D representa al deuterio. Los valores mayores para el agua líquida se adjudican a las uniones puente hidrógeno (Carlevaro, 2002).

4.4. El puente de hidrógeno

Los puentes de hidrógeno se forman cuando el átomo de hidrógeno del agua es atraído por fuerzas intensas de dos átomos electronegativos (los oxígenos de moléculas contiguas), razón por la cual se lo considera como una ligadura entre ambos (Pauling, citado en Carlevaro, 2002). El concepto de puente de hidrógeno, junto al del momento dipolar explica en gran parte las propiedades disolventes del agua. El puente de hidrógeno es en general altamente localizado (excepto en el caso que un doble enlace esté implicado), y notablemente lineal. Posee además las siguientes características:

- Puede ser inter o intramolecular, según el tamaño de las moléculas.
- La longitud del puente es igual o menor que los radios de van der Waals de los átomos implicados (los O): distancia H-O 1.75 Å; distancia O-O 2.75 Å.
- En la molécula de agua, el átomo de hidrógeno está unido covalentemente al oxígeno de la molécula con una entalpía de enlace de 470 kJ/mol, pero tiene una atracción adicional por los oxígenos vecinos de otras moléculas de agua de aproximadamente 23 kJ/mol (entalpía del puente hidrógeno).
- El puente de hidrógeno es en un 70% electrostático y un 30% covalente, según las siguientes formas resonantes O-HO; OH-O; O-H-O (Disalvo, 2004). En la formación

del puente de H participan fuerzas electrostáticas, pero las distancias observadas implican un solapamiento de orbitales que le otorgan el carácter covalente propuesto.

- La fortaleza del puente de hidrógeno depende de su longitud y ángulo y se ha demostrado que decae exponencialmente con la distancia.
- Existe una interdependencia positiva entre los enlaces covalente y el puente de hidrógeno: cuanto más fuerte es el puente de hidrógeno y más débil el enlace covalente, más corta es la distancia entre los oxígenos.
- El patrón de formación de puentes de hidrógeno es errático en el agua; para cualquier molécula elegida al azar, existen las mismas chances que cualquier puente de hidrógeno se localice en cada uno de los cuatro sitios alrededor del oxígeno, dos hidrógenos dadores y dos aceptores (Fig. 2).
- En agua, las cadenas de puentes hidrógeno son cooperativas; la ruptura del primer puente es dificultosa pero los siguientes son más fáciles. La ruptura de un puente debilita a los de alrededor, mientras que su formación potencia la formación de cúmulos de hasta 400 moléculas a 0°C (Carlevaro, 2002). La capacidad de cooperatividad de los puentes de hidrógeno también se pone de manifiesto con las propiedades de viscosidad y fluidez del agua. La estructura del agua prevalece alrededor de cuatro vecinos próximos (Fig. 2), pero esta estructura se puede formar y reformar debido a que la formación de un puente hidrógeno induce a la formación de otros. Asimismo, la ruptura de uno de ellos debilita a los restantes. De esta forma la estructura del agua es un arreglo dinámico con un tiempo de vida finito.

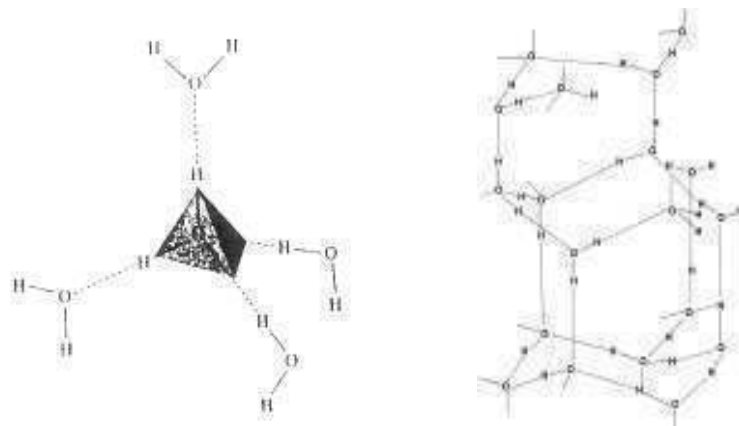


Figura 2. Puentes de hidrógeno de una molécula de agua (izquierda). Se pueden formar hasta cuatro puentes de hidrógeno. A la derecha se observa la red de puentes formados.

La mayor densidad del agua se registra a 4°C. Por debajo de esa temperatura las moléculas comienzan a disponerse según la dirección de los puentes H, dejando vacíos o aberturas entre las líneas correspondientes a esas direcciones. El agua finalmente se solidifica a 0°C en una estructura muy abierta.

Durante la fusión del hielo se destruyen el 9% de los puentes H; a temperatura ambiente el 11.3%; a 100°C el 20%; a 300°C el 61% y a 370°C el 100%. En este último caso el agua es monomérica (Pucci, 1989).

4.5. Agua líquida

Para el agua se han observado regularidades que confirman la existencia de estructuras que poseen un tiempo de vida del orden de 10^{-12} seg., mientras que el período de vibración molecular es del orden de 10^{-13} seg. Dichas variables son superiores para los sólidos (muy estructurados) e inferiores para los gases (sin un patrón estructural fijo). Disalvo (2004) plantea criterios para clasificar líquidos en función de la prevalencia de la estructura durante la traslación. Si la molécula se traslada acompañada de sus primeros vecinos conservando el mismo patrón en el tiempo se dice que el líquido es estructurado, y en esa categoría está incluida el agua con sus primeros vecinos a 2.8 Å de distancia y los segundos a 4.5 Å.

El agua no puede comprimirse fácilmente. Solamente en el fondo de los océanos es monomérica pues al comprimirse el agua aparecen mayor cantidad de islotes monoméricos (Pucci, 1989). El volumen molar del agua a 0°C y 1 atm., se contrae desde 19.66 cm³ para el hielo ordinario, a 18.0182 cm³ para el líquido.

Se han planteado varios modelos para el agua líquida en la que se describe la estructura de agregados de agua (“clusters”) rodeados de moléculas de agua libre. Uno de gran vigencia hasta los años 70, parte de la explicación que el agua se encuentra formando “clusters” cuya vida media es de 10^{-10} o 10^{-11} segundos que se encuentran “sumergidos” en un mar de moléculas sin enlace. La formación y destrucción de los cúmulos están condicionadas a fluctuaciones locales de energía. Este tipo de modelos empleaban la mecánica estadística.

A partir de los años 70 se comienzan los estudios de dinámica molecular, coincidentemente con el desarrollo de las computadoras digitales. Se hacen posibles cálculos más sofisticados y se analizan moléculas rígidas sometidas a un cierto potencial de pares, que consisten en potenciales de pares puros o efectivos. De esta manera comienzan a emerger nuevos modelos con los cuales y a medida que los resultados obtenidos concuerdan aceptablemente con los experimentales (difracción de neutrones y de rayos X y dispersión de luz), se van haciendo más confiables.

Los modelos más actuales proponen una red interconvertible entre formas de estructuras expandidas de baja densidad en las cuales el puente de H es más fuerte, y formas de mayor densidad que colapsan. La estabilidad de la red está balanceada fluctuando entre ambas estructuras, sin que medie ruptura de puentes de H en el proceso (Chaplin, 1999).

Los modelos tratan de explicar las propiedades anómalas del agua tales como: relación de la temperatura con la densidad, la viscosidad con la presión, el patrón de distribución radial de los cúmulos, los cambios en propiedades como superenfriamiento y las propiedades de solvatación de iones, moléculas hidrofóbicas, carbohidratos y macromoléculas. Pero a pesar de los esfuerzos no hay un solo modelo que explique todas las propiedades del agua.

4.6. Hielo

En el agua el estado sólido se presenta en siete formas cristalinas de hielo. La forma cristalina depende de la presión y la temperatura; el llamado hielo I es el que aparece a presión atmosférica. Considerando la posición del oxígeno, el hielo I muestra una estructura hexagonal (Fig. 3). Cada oxígeno posee una estructura tetrahédrica, ligeramente distorsionado, hecho que puede conectarse con la estructura electrónica de la molécula de agua. Las dimensiones de la red varían con la temperatura, pero se observa que aquella es siempre abierta pudiendo una molécula acomodarse fácilmente en los intersticios. Cada intersticio está rodeado por seis

moléculas de agua y las distancias entre éstas y el centro es de 2.9 Å, lo que explica la baja densidad del hielo.

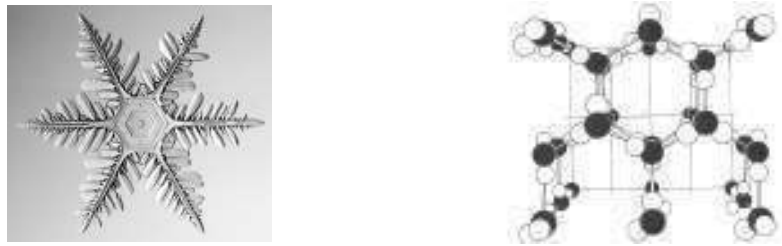


Figura 3. Las moléculas de agua en un cristal de hielo forman un látice hexagonal.

Los cristales tienen formas simples cuando la humedad es baja, mientras que las formas más complejas se presentan con mayor humedad. Resulta misterioso por qué la forma de los cristales cambian con la temperatura. El crecimiento depende de cómo las moléculas de vapor de agua se incorporan en el cristal en crecimiento, y los principios físicos detrás de este crecimiento no están bien entendidos. Tanto por que los cristales de hielo adoptan diversas formas con terminales agudos, como por que el agua al congelarse se expande, es que el congelamiento de los tejidos animales y vegetales suele ser letal. Para comprender este tema que analizaremos más adelante con las propiedades térmicas del agua, veremos aspectos básicos de la formación de dichos cristales.

Cuando el aire húmedo alcanza una superficie fría, lo que ocurre en primer lugar es que el vapor de agua se condensa sobre la misma en forma de gotas de líquido superenfriado. Esas gotas se combinan y crecen hasta que finalmente producen partículas de hielo. El congelamiento luego se propaga (Qu *et al.*, 2006). El agua tiene un punto de fusión de 0°C, pero puede ser superenfriada a presión normal hasta -42°C. El superenfriamiento consiste en el enfriamiento de un líquido por debajo de su punto de congelación, sin que el mismo se convierta en un sólido.

La cristalización del agua en la formación del hielo, depende de la existencia de núcleos en torno de los cuales se puede formar la estructura del cristal. Las moléculas de agua se juntan hasta formar un núcleo estable de hielo. La nucleación puede ser espontánea (homogénea), o catalizada por alguna otra sustancia (heterogénea). Las sustancias que en la naturaleza pueden provocar la nucleación heterogénea incluyen bacterias, otras moléculas y estructuras biológicas y partículas orgánicas o inorgánicas (Pearce, 2001). En algunos casos, en ausencia de agentes de nucleación se mantiene la fase líquida y finalmente se produce la vitrificación que es la formación de una estructura amorfa similar al vidrio. Este proceso es importante como recurso de las plantas para evitar el daño causado por los cristales de hielo. La vitrificación es un proceso termodinámico mediante el cual un fluido incrementa su viscosidad durante el enfriamiento, adquiriendo las propiedades de un sólido (Bautista & Kanagawa, 1988, citado por Palma, 2001). Una forma práctica de producir la vitrificación, es mediante la inmersión directa en nitrógeno líquido.

5. Propiedades químicas y físicas de la molécula de agua

El peso molecular de la especie de agua más abundante es 18.016. La molécula posee una gran integridad y la conserva aún en circunstancias que provocan la escisión de otras moléculas para formar iones. Un dato interesante es que una tonelada de agua pura contiene

solamente 0.1 mg de iones H^+ y 1.7 mg de OH^- , lo que avala que el agua sea un mal conductor de la electricidad. A pesar de que resiste la disociación iónica, el agua se orienta en un campo eléctrico, debido a que la molécula posee en sí y por sí un elevado carácter iónico.

5.1. Propiedades del vapor de agua. Presión de vapor

Se llama presión de vapor (P_v) de un líquido a la presión ejercida por la fase gaseosa en equilibrio con el líquido. Depende de la temperatura y de la naturaleza del líquido. Al aumentar la temperatura aumenta la P_v , esto se debe a que incrementa la cantidad de moléculas con alta energía y por lo tanto habrá más moléculas que pasan al estado gaseoso. Los líquidos que tienen fuerzas de atracción importantes entre sus moléculas como es el caso del agua, tienen menor P_v a una determinada temperatura, que aquellos en los cuales las fuerzas son más débiles. Esto puede verse en la siguiente figura:

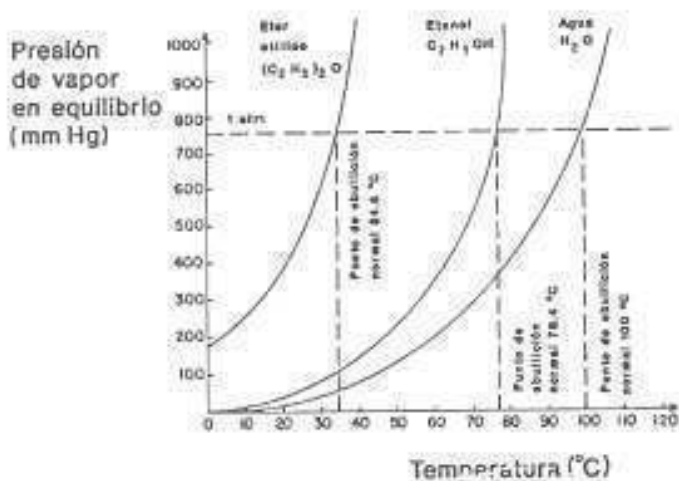


Figura 4. Valores de presión de vapor en función de la temperatura para distintas sustancias.

Del análisis de la Figura 4, puede concluirse que el punto de ebullición del agua, variará con la presión externa, y es así que al hervir alimentos en el altiplano algunos no alcanzan a cocinarse, mientras que trabajando en una olla a presión la temperatura de ebullición aumenta y la cocción se acelera. Otra conclusión que puede extraerse de la Figura 4, es que el éter etílico tiene un punto de ebullición bajo, el etanol algo superior y el agua bastante superior a los dos anteriores, ya que las fuerzas de atracción de los puentes de H es superior en el agua a las del etanol y a las del éter (éste último no forma puentes de H).

La presión de vapor se mide respecto de la atmosférica, ya que la presión de vapor debe vencer a la atmosférica para que las moléculas cambien de fase. A temperaturas por debajo de $100^{\circ}C$, algunas moléculas van liberándose del líquido, y al llegar a $100^{\circ}C$ todas adquieren la energía cinética para que el líquido hierva a la temperatura de ebullición.

Al describir algunas propiedades derivadas de la interacción entre el agua los solutos, podemos inferir que como consecuencia de las mismas se produce un descenso de la presión de vapor, y que dicho descenso mantiene una cierta proporcionalidad con el número de partículas disueltas. En este momento resulta interesante entonces anticipar que la presión de vapor es un

reflejo de la actividad⁵ del agua en la solución, pues la misma está indicando en qué medida las moléculas de agua están libres de interactuar para cambiar de fase, fenómeno que se encuentra limitado si el agua se vincula con cualquier soluto.

A temperaturas y presiones habituales podemos encontrar agua en sus tres estados: sólido, líquido y gaseoso. Los equilibrios entre estas tres fases, en función de la presión y la temperatura, se representan mediante esquemas como el siguiente, que se conocen con el nombre de *diagrama de fase*.

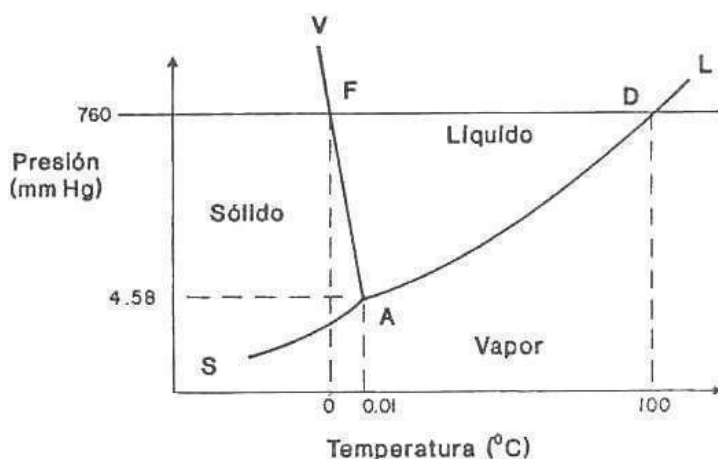


Figura 5. Diagrama de fases del agua.

El punto A es el llamado punto triple y corresponde a las únicas condiciones de presión y temperatura en las que coexisten las tres fases. Este punto es simultáneamente punto de fusión, de ebullición y de sublimación (Disalvo, 2004). La línea SA representa la curva de equilibrio sólido-vapor y se denomina de sublimación: por encima de la curva el agua está como hielo y debajo vapor de agua. La curva AL muestra las presiones de vapor en el equilibrio con el líquido en función de la temperatura, y los puntos sobre ella representan los puntos de ebullición, siempre que la presión externa sea igual a la presión de vapor correspondiente a las diferentes temperaturas.

Como ejemplo de aplicación de este diagrama, podemos pensar que en un día seco, si la presión de vapor de agua en el aire es menor que 4.58 mm Hg, un gran descenso de temperatura originará escarcha, ya que el vapor de agua pasará directamente al estado sólido. Si en cambio la presión de vapor es mayor, al producirse un descenso de temperatura se origina rocío.

Un caso anómalo del agua respecto de otras sustancias, es que la pendiente de la curva AV es negativa, por lo que al aumentar considerablemente la presión, el punto de fusión del agua disminuye (es lo que pasa debajo de los filos de los patines, por el peso del patinador, que permite que el patín se deslice). Este comportamiento se debe a que el hielo es menos denso que el agua líquida. En general los sólidos son más densos que los líquidos, pero en el hielo la estructura abierta y rígida de la red de puentes de hidrógeno explica su expansión.

5.2. Las notables relaciones térmicas del agua

⁵ Ver definición de *Actividad*, en nota al pie n° 6.

La calidad desusada del agua de existir en tres fases dentro de los límites de temperatura y presión naturales en la Tierra, señalada por Tales hace 2500 años, resulta más notable cuando la observamos con los ojos de un fisicoquímico moderno. La Figura 6 ilustra las características del agua, comparándola con otros compuestos de hidrógeno de análoga estructura molecular, relacionando sus pesos moleculares, las temperaturas de ebullición y puntos de congelación.

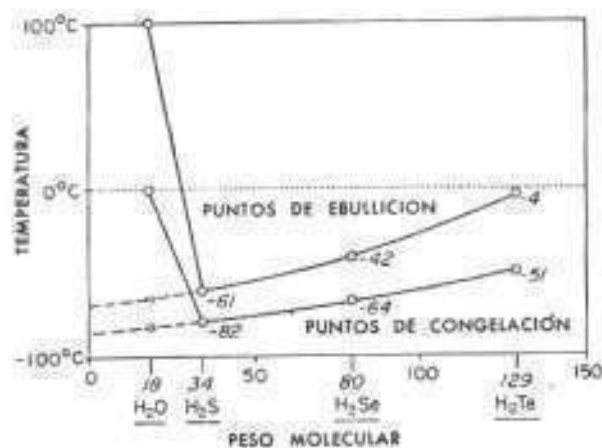


Figura 6. Siguiendo las curvas de derecha a izquierda y observando su uniformidad para los compuestos de telurio, selenio y azufre, cabría esperar que al llegar al agua continuaran según las líneas de trazos (Tomada de Davis & Day, 1999).

Como bien se sabe, toda sustancia se contrae al enfriarse. El agua muestra esta propiedad dentro de un amplio rango de temperaturas, pero al llegar a 4°C el proceso se invierte, y en lugar de contraerse, comienza a dilatarse gradualmente. Un volumen unitario de agua pesa menos a 3°C que a 4°C, y aún menos a 2°C, continuando esta disminución hasta llegar a 0°C. ¿Cuál es la razón?. Disalvo (2003) argumenta que el cambio de la densidad podría explicarse suponiendo que al romperse los puentes de H, las moléculas se acercarían por fuerzas dipolo-dipolo, pero que esta hipótesis no se sostiene por ser bajo el número de puentes de H que se rompen en el proceso (dato sostenido por el calor de fusión como se explica más adelante). Entonces, el aumento de la densidad podría deberse a que algunas moléculas de la red de hielo pasan a ocupar el hueco central. A partir de ese punto la disminución de la densidad y con ello la dilatación es abrupta y drástica. Al congelarse para formar el hielo, el agua aumenta su volumen en una onceava parte. Esta propiedad que puede resultar incómoda para algunas actividades humanas, es particularmente beneficiosa para la humanidad. En los cuerpos de agua como ríos, lagos y océanos, el agua líquida está por debajo del hielo, posibilitando el desarrollo de formas de vida.

El agua tiene una capacidad calórica verdaderamente notable, ya que puede absorber gran cantidad de calor sin aumentar mucho su temperatura. En función de esta propiedad del agua, es que su capacidad calórica es patrón de referencia para las capacidades caloríficas de otras sustancias. Esta propiedad a la que también se llama capacidad calórica se puede definir como la variación de la energía total de una determinada molécula (en este caso el agua) en función de la variación de temperatura y para una determinada presión, y es la que le otorga al agua la propiedad de amortiguar los cambios bruscos de temperatura en su propio seno y en el entorno que la rodea, y es un líquido refrigerante. Analizando esta propiedad en la siguiente figura, podemos concluir que el agua debe acumular una cierta cantidad de calor hasta alcanzar las temperaturas de fusión y de ebullición. Las zonas de la curva con pendiente nula, se corresponden con los calores latentes de fusión y de ebullición del agua.

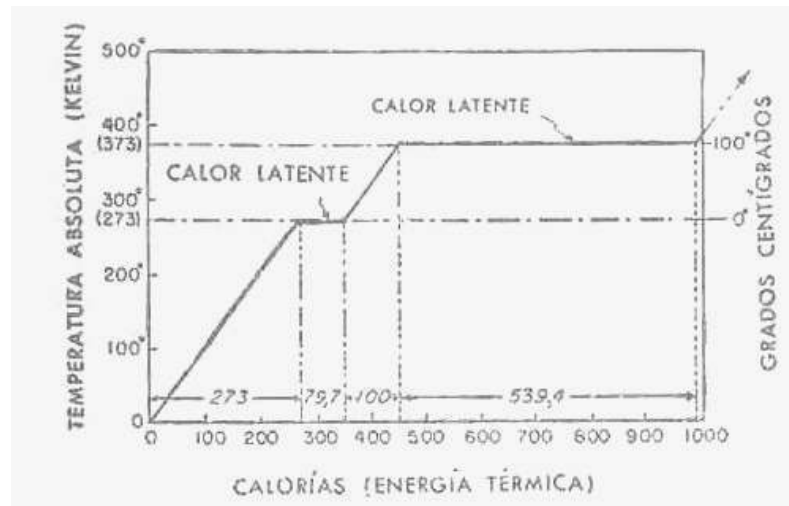


Figura 7. Calores latentes del agua (Tomada de Davis & Day, 1999).

Puede observarse en la Figura 7, que el agua en ciertos rangos, absorbe energía calórica sin aumentar su temperatura. En el punto de fusión, un gramo de agua absorbe 79.7 calorías sin aumento de la temperatura, y en el punto de vaporización 539.4 calorías antes que su temperatura vuelva a aumentar. Cuando se aumenta la temperatura de una sustancia sólida hasta su punto de fusión, o de un líquido hasta su punto de ebullición, se produce una pausa durante la cual las dos fases coexisten sin cambio alguno en la temperatura de la sustancia. Este calor latente es distinto para diferentes sustancias y para el agua singularmente elevado.

Cuando se dice que el agua tiene elevada capacidad calórica, se entiende que el agua puede almacenar más energía térmica con menor agitación atómica y molecular (que es lo que mide la temperatura), que cualquier otra sustancia. La energía se conserva allí, en el agua, y quedará en libertad cuando desciende la temperatura del ambiente; en consecuencia la caída de temperatura será moderada.

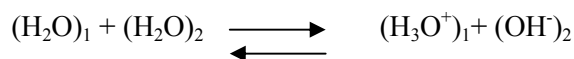
Podemos concluir de estos datos que la energía para fundir un gramo de hielo es aproximadamente 6 veces menor que para vaporizar un gramo de agua líquida. Si además tenemos en cuenta que la energía se usa para romper puentes de hidrógeno, podemos deducir de la comparación de los calores de fusión y evaporación, que la fusión se produce mayormente sin romper la estructura de los puentes de hidrógeno (Disalvo, 2003).

Un aspecto termodinámico interesante del proceso de fusión del agua es que el mismo es endotérmico, y el de congelamiento es exotérmico. En el proceso de congelamiento, el agua libera la misma cantidad de calor absorbido durante el proceso de fusión. Cuando el agua superenfriada se congela, se produce una liberación de calor (por ser un proceso exotérmico), por lo que la formación de hielo se detecta por un consecuente aumento de temperatura (Hekneby *et al.*, 2006).

El equivalente al superenfriamiento para el proceso de fusión es mucho más dificultoso, y el hielo siempre fundirá a la misma temperatura para una misma presión. Sin embargo, sí es posible el supercalentamiento del agua por encima de su punto de ebullición, sin que se produzca ebullición. Este fenómeno se produce cuando se calienta el agua rápidamente y sin perturbaciones físicas para evitar que se introduzcan las burbujas. Un ejemplo es el agua supercalentada en microondas, que puede entrar violentamente en ebullición cuando se extrae el recipiente del horno.

5.3. Autoionización del agua

El agua es un compuesto anfótero, ella puede actuar sobre sí misma. Supongamos una primera molécula de agua a la que llamaremos 1 y se comporta como un ácido, y una segunda que llamaremos 2 como una base (Bernache-Assollant. & Cournil, 1997):



Lo que globalmente sin distinción artificial de las dos moléculas de agua puede simbolizarse de la siguiente manera:



Esta reacción se denomina autoionización o autoprotólisis del agua. La misma está asociada a una constante termodinámica que depende de la temperatura denominada *producto iónico* del agua, con una notación $K_w(T)$. Cuando se establece este equilibrio (4), el cociente de la reacción de autoionización es igual a la constante $K_w(T)$. La determinación de la constante K_w se obtuvo experimentalmente por medios conductimétricos empleando agua ultrapura siendo igual a 10^{-14} .

Cuando el agua como solvente se encuentra en exceso tiene una actividad⁶ igual a 1 y las actividades de sus iones se aproximan a sus concentraciones en soluciones muy diluidas.

Dadas las explicaciones anteriores, podemos plantear entonces que existe una concentración de 10^{-7} moles de oxonios y 10^{-7} moles de hidróxidos por litro de agua. En un litro de agua hay 55.5 moles de agua, valor que queda incluido en la K_w cuando se opera en la ecuación anterior. Es posible entonces plantear la siguiente ecuación:

$$[H_3O^+] [OH^-] = K_w$$

La reacción de ionización es endotérmica, y por lo tanto la constante K_w aumenta con la temperatura. K_w es igual a 10^{-14} a 298 K; $0.2 \cdot 10^{-14}$ a 273 K y $6.3 \cdot 10^{-14}$ a 323 K. Como el valor de la constante es un número muy pequeño para todas las temperaturas mencionadas; se emplea habitualmente el valor pK_w definido como $-\log K_w$, que es igual a 14 a 298 °K.

La noción de pH fue introducida por Sørensen en 1909 para caracterizar la actividad de los iones $[H_3O^+]$: $pH = -\log [H_3O^+]$.

La escala de pH se establece para soluciones diluidas de concentraciones inferiores a 1 mol.L^{-1} . De la condición que $[H_3O^+] \leq 1 \text{ mol.L}^{-1}$ se deduce que el pH será ≥ 0 . Siendo la misma condición para $[OH^-] \leq 1 \text{ mol.L}^{-1}$ se deduce que pH será ≤ 14 . La escala se extiende por tanto entre 0 y 14.

Para el caso del agua pura, las únicas especies en solución son los iones positivos y negativos que se generan por autoionización, y según resulta del siguiente análisis:

⁶ La actividad es la forma más correcta de expresar la concentración de un soluto o un solvente en una solución, cuando se tienen en cuenta todas las interacciones soluto-soluto, soluto-solvente y solvente-solvente. Estas interacciones determinan las propiedades de la solución. La relación de la actividad con la concentración es $a = \gamma C$ siendo γ un coeficiente de corrección para la concentración (C). Para soluciones muy diluidas, a las que se consideran ideales, el coeficiente de actividad se aproxima a uno. Las soluciones en los sistemas biológicos están lejos de la idealidad, pero en este punto trabajamos como si el sistema lo fuera.

$$[\text{H}_3\text{O}^+] = [\text{OH}^-], \text{ y } \text{pH} = \text{pOH} = 7$$

En conclusión, el agua desde el punto de vista ácido-base es neutra.

5.4. Propiedades redox del agua

Hay dos procesos biológicos en los que el agua juega un rol preponderante desde el punto de vista redox: la respiración y la fotosíntesis.

En la respiración, el O_2 es el aceptor final de electrones⁷, y se oxida a agua como producto final. El “agua metabólica” así formada pasa a constituir el reservorio de agua del organismo integrando sus estructuras.

En la fotosíntesis los electrones removidos de las clorofilas a (P_{680} y P_{700}) por la acción oxidante de la luz, son reemplazados por electrones del agua. De esta manera el agua funciona como agente redox, reduciendo la clorofila y oxidando al oxígeno de su molécula de O^{2-} a O_2 .

5.5. Comportamiento eléctrico: el agua es un dieléctrico⁸

Hemos dicho al comienzo de esta unidad, que el agua se orienta en un campo eléctrico. Los materiales dieléctricos están formados por dipolos eléctricos. Un dipolo eléctrico es un sistema formado por dos cargas iguales y de signo contrario, separadas una distancia d .

Si colocamos el dipolo en un campo eléctrico E , actúan sobre él un par de fuerzas, cuyo momento tiende a orientar al dipolo en la dirección del campo. Sin embargo, esta tendencia estará contrarrestada por la agitación térmica de las moléculas. La constante dieléctrica es una propiedad macroscópica de la materia que se relaciona con la capacidad de aislamiento de cargas eléctricas. Es la propiedad más importante de un dieléctrico, y es el factor por el cual el campo eléctrico en el vacío difiere del dieléctrico para la misma distribución de carga. Se suele representar con la letra ϵ mayúscula. Define la polaridad de una sustancia, y guarda estrecha relación con el momento dipolar total de cada una de las moléculas que conforman esa sustancia.

Observando la estructura del agua y teniendo en cuenta las propiedades del puente hidrógeno, se puede deducir que los hidrógenos pueden oscilar entre diversas posiciones entre los oxígenos. Cuando se impone un campo eléctrico externo o existen partículas cargadas disueltas en el agua, se produce una polarización por orientación de las moléculas de agua, que amortigua parcialmente el campo eléctrico generado por la carga. Es decir, la carga eléctrica está más aislada que si estuviera en el vacío o en otro medio menos polarizable.

En el valor de la constante dieléctrica influyen muchos factores como el peso molecular y la forma de la molécula. El agua se ubica entre los solventes más polares que existen (ver Tabla 2) debido a la presencia de un átomo muy electronegativo de oxígeno, y dos de hidrógeno muy poco electronegativos en la molécula.

⁷ El O_2 es una molécula termodinámicamente reactiva pero cinéticamente estable en condiciones de presión y temperatura estándar. En condiciones biológicas la reactividad del oxígeno aumenta por acción de enzimas específicas.

⁸ Material con baja conductividad eléctrica. El vacío es el único dieléctrico perfecto.

¿Por qué las sales se disuelven en el agua? Las sales, como el NaCl o el K₂HPO₄, se mantienen unidas por fuerzas iónicas. Los iones de una sal, como lo hacen cargas cualesquiera, interactúan de acuerdo a la ley de Coulomb:

$$F = k q_1 q_2 / D.r^2$$

en donde F es la fuerza entre las dos cargas eléctricas (q_1 y q_2), que están separadas por una distancia r . D es la constante adimensional llamada constante dieléctrica del medio entre las cargas (es igual a 1 en el vacío y 1.0006 en el aire a 0°C a 1 atm de presión), y k es una constante de proporcionalidad ($8.99 \times 10^9 \text{ J}\cdot\text{m}\cdot\text{C}^{-2}$). La constante dieléctrica está relacionada con la capacidad de orientación de los dipolos en un campo eléctrico, o sea que a mayor momento dipolar de las moléculas mayor será la constante dieléctrica de la sustancia. El valor experimental de la constante dieléctrica del agua es muy superior al de otros líquidos polares, lo que se adjudica a la capacidad del agua de formar puentes hidrógeno. Si explicamos la orientación de los dipolos no por una rotación de la molécula, sino por el desplazamiento de los protones a lo largo de los puentes hidrógeno, observaremos un efecto cooperativo que se produce por la suma de los dipolos concatenados en una misma estructura.

A medida que la constante dieléctrica del medio crece, la fuerza entre las cargas decrece. La constante dieléctrica, es una medida de la capacidad de un solvente para mantener cargas opuestas separadas. En el vacío, $D = 1$ y en aire es apenas un poco mayor. En la siguiente Tabla, se muestra la constante dieléctrica de algunos solventes comunes, así como sus momentos dipolares permanentes.

Tabla 2. Valores de constante dieléctrica y momento dipolar para algunos líquidos.

Solvente	Constante dieléctrica (D)	Momento bipolar (debye)
Formamida	110.0	3.37
Agua	78.5	1.85
Dimetil sulfóxido	48.9	3.96
Metanol	32.6	1.66
Etanol	24.3	1.68
Acetona	20.7	2.72
Amoniaco	16.9	1.47
Coloroformo	4.8	1.15
Eter dietílico	4.3	1.15
Benceno	2.3	0.00
CCL ₄	2.2	0.00
Hexano	1.9	0.00

La constante dieléctrica del agua es una de las más altas de la tabla, por el contrario, la de solventes no polares como los hidrocarburos, es relativamente pequeña. La fuerza entre dos iones separados por una distancia dada en un líquido no polar como hexano o benceno, es 30 ó 40 veces mayor que en agua. Consecuentemente, en solventes no polares (con D baja), los iones de cargas opuestas, se atraen tan fuertemente que forman una sal, por el contrario, las fuerzas débiles que existen entre los iones en agua (D alta), permiten que cantidades significativas de iones permanezcan separadas.

Orientándose en un campo eléctrico, las moléculas tienden a neutralizar el campo, lo cual se expresa en el lenguaje técnico diciendo que el momento dipolar del agua le confiere una constante dieléctrica muy elevada. Siendo la constante en el vacío igual a 1 y la del agua igual a

80, dos cargas eléctricas se atraerán o rechazarán en el agua con una fuerza $1/80$ veces de la que actuaría en el vacío.

La interacción electrostática entre el agua y los iones cancela parcialmente el campo eléctrico creado por los mismos. El apantallamiento resultante disminuye la interacción entre los iones y permite que los mismos permanezcan en solución constituyendo la base molecular de la alta constante dieléctrica del agua.

5.6. Interacción con electrolitos

Como los iones simples tienen dimensiones y llevan cargas comparables con las del agua, es esperable que los iones atraigan las moléculas de agua e interactúen con ellas por fuerza de tipo ion-dipolo, y que la estructura del agua se modifique considerablemente en soluciones iónicas.

La disolución de iones implica varios fenómenos:

- disociación de los iones con destrucción de su red cristalina,
- hidratación de los iones por interacción electrostática entre el solvente polar y los iones,
- separación de las cargas positivas y negativas de los iones hidratados en razón de la gran permitividad relativa del solvente agua.
- Acción de los iones disueltos sobre el agua, disociándola en oxonios y oxhidrilos.
- Agregado al agua de sustancias que consumen o aportan oxonios.

Cuando se agrega una sustancia iónica al agua, los iones se hidratan (solvatan). El número de moléculas que rodean al ión depende de la especie iónica y su fuerza iónica. En torno del ión se produce una corona de hidratación (Fig. 8). El volumen que ocupa el agua en dicha corona se contrae después de un tiempo debido a que se produce un reordenamiento de la misma alrededor de los iones, fenómeno que se conoce como electrotricción.

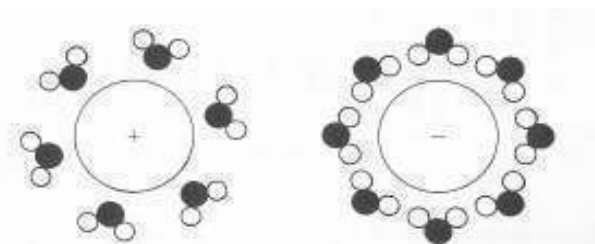


Figura 8. Esquema que representa cómo los iones se mantienen separados por las moléculas polares de agua (Tomada de Slatyer, 1967).

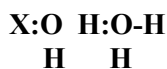
Las moléculas de agua se disponen alrededor de un ión en diferentes capas, denominadas esferas de hidratación; consideraremos para este análisis dos esferas y el seno del líquido. La estructura de la primera esfera está determinada por las características del ión, mientras que la segunda es la transición entre la primera y la masa del líquido. La estructura de hidratación de un ión depende de diversos factores tales como la carga y radio iónico. Los cationes experimentan una mayor solvatación que los aniones en solución. Cuanto mayor es la densidad de carga del catión, mayor será la esfera de hidratación del catión.

Se puede caracterizar cuantitativamente el estado de hidratación de los iones, mediante el tiempo de vida del agua de hidratación. Se considera que cuando un ión presenta una hidratación positiva es pro estructural, e induce restricciones al movimiento del agua. Por el contrario cuando presenta hidratación negativa es antiestructural. Entre los iones de importancia biológica, el Na^+ posee hidratación positiva, mientras que el K^+ negativa. Los radios iónicos de estos iones son 0.95 y 1.33 Å respectivamente, por lo que el sodio resulta un agente perturbador más eficaz que el potasio. Los iones negativos pueden provocar una perturbación aún mayor. Hay cationes estructurantes como el Mg^{2+} que conservan el agua de hidratación, otros como el K^+ no se hidratan. El litio es un ión con una fuerte esfera de hidratación, por lo que es destructor de la estructura del agua.

Al existir fuertes interacciones entre los iones y el agua en el seno de una solución, la tendencia al escape de las moléculas de agua a la fase vapor disminuyen, lo que explica por qué disminuye la presión de vapor de una solución salina y en consecuencia aumenta el punto de ebullición de las mismas con respecto al agua pura, fenómeno denominado ascenso ebulloscópico. Otro fenómeno observable es el descenso de la temperatura de congelación de una solución, respecto del agua pura. Ese descenso denominado descenso crioscópico, también es debido a las interacciones entre los solutos y el agua. Se analizarán otros conceptos derivados del descenso de la presión de vapor, en el apartado potencial químico del agua (ver punto 6). Estas modificaciones en las propiedades del agua debida a la presencia de solutos, se conocen como propiedades coligativas, que son función del número de partículas disueltas independientemente de su naturaleza química, cuando las soluciones son muy diluidas. Más adelante veremos cómo otras moléculas orgánicas inciden en este sentido (azúcares, alcoholes, proteínas), pero es importante tener en cuenta que las sales aportan más de una partícula a la solución, y por lo tanto sus efectos coligativos son mayores. Por ejemplo, la sacarosa se disuelve en agua como una partícula única, mientras que el cloruro de sodio (NaCl) son dos, y el cloruro de calcio (CaCl_2) son tres.

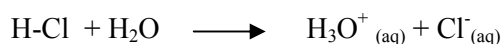
Hasta ahora hemos analizado situaciones en las que los iones disueltos no generan un cambio químico (en cuanto a una transformación, sí hemos visto cómo se puede afectar el potencial químico del agua). Veremos la acción de los iones disueltos sobre el agua, disociándola en oxonios y oxhidrilos.

Algunos iones pequeños y de alta carga se unen al par de electrones sin compartir del oxígeno, dejándolo temporariamente con una zona de carga positiva, que se compensa desplazando el par de electrones de uno de los enlaces O-H. Dado que en la estructura del agua este protón está enlazado a otra molécula de agua, la consecuencia es que en este caso genera un ión hidronio de acuerdo al siguiente modelo (Disalvo 2003):



La solución en consecuencia se acidifica, ya que se desplaza el equilibrio de las especies ionizadas del agua. Este mecanismo lo muestran el Al^{3+} , Fe^{3+} y Li^+ , y se denomina acidez de hidrólisis.

Otro efecto que puede analizarse a partir de una molécula polarizable, es el del cloruro de hidrógeno gaseoso con agua, que genera la siguiente reacción ácido-base:



Este es un caso en el que claramente puede verse que el agua desestabiliza el enlace covalente. Esta reacción es la combinación de los fenómenos de hidratación y disociación, además de la ionización del enlace H-Cl y la reacción ácido-base del agua.

La solución de HCl se traduce en una destrucción total del HCl, que no es una simple disolución como el caso de los cristales de NaCl. Se habla entonces de una hidrólisis por el agua, o de solvólisis con un solvente distinto del agua. Esta hidrólisis puede ser parcial o total. El ácido acético en solución se disuelve pero una parte de las moléculas experimentan hidrólisis. Se trata de un electrolito débil.

El agua debido a sus propiedades, ioniza parcial o totalmente la ligadura covalente. El agua ioniza y posibilita un fácil intercambio de protones entre moléculas, contribuyendo a la riqueza de interacciones iónicas en biología.

5.7. Interacción del agua con otras sustancias

En los sistemas biológicos nos encontramos con partículas y superficies de diversa naturaleza, en contacto con soluciones acuosas. Las interacciones con los solutos dan lugar a casos de hidrataciones hidrofílicas o hidrofóbicas. Mientras que las primeras dependen fundamentalmente del poder de fijar agua por el soluto y, obviamente, de las propiedades moleculares del agua, en las segundas pareciera que el soluto es un inductor de la hidratación pero que la misma depende fundamentalmente de las características estructurales del agua como solvente.

5.8. Interacción del agua con superficies polares

En principio la interacción del agua con superficies polares es similar a la que se realiza entre el agua y los iones, pero la diferencia es que en general las superficies no son totalmente polares, sino que poseen determinados sitios con esas características.

Podemos tomar las membranas biológicas como modelo para analizar estas interacciones (ver en el punto siguiente la estructura de la membrana). En estos sistemas el agua se localiza alrededor de los grupos polares, y el número de moléculas de agua depende de las especies moleculares con las que se produce la interacción, que son principalmente los grupos carbonilos, los fosfatos y los grupos que esterifican los fosfatos de los fosfolípidos (colina, etanolamina y glicerol) y los oligosacáridos de superficie y dominios polares de las proteínas.

El nivel de agua en la membrana determina el espesor de cada capa, siendo el espesor de la monocapa de agua a cada lado de la membrana de alrededor de 10Å (Disalvo, 2004). Parte del agua está polarizada y contribuye al potencial de superficie. Por otro lado, el núcleo hidrocabonato hidrofóbico del interior de la membrana bicapa la transforma en un aislante eléctrico, por lo tanto, la orientación de los dipolos del agua con respecto al plano de la membrana contribuyen al potencial de dipolo. La combinación de ambos potenciales genera una separación de cargas a ambos lados de la membrana contribuyendo al potencial de membrana.

La presencia de agua en la estructura de la membrana es esencial para su integridad estructural y funcional. La deshidratación de la membrana lleva a cambios topológicos que desestabilizan la estructura además de modificar la permeabilidad de la misma, poniendo en riesgo su viabilidad.

5.9. Interacción del agua con sustancias no polares

La interacción del agua con sustancias no polares presenta características únicas, que lleva a que se refuercen las interacciones entre las moléculas no polares, hecho denominado

interacción hidrofóbica o – impropriamente- enlace hidrofóbico. La interacción hidrofóbica está definida por Grigera (1976) como la contribución del solvente a la interacción. La contribución del agua a la entropía del sistema producida por la asociación de los grupos hidrofóbicos, contribuye a la estabilidad de la unión no polar, sumándose a la obvia interacción de van der Waals de tales grupos. El resultado principal de la interacción hidrofóbica es que los grupos no polares de una macromolécula soluble en agua, se orientan preferentemente hacia el interior de la estructura. Obviamente las macromoléculas que se encuentran en medio apolares tendrán un comportamiento inverso, como sucede en membranas.

Una molécula de agua en contacto con una superficie hidrofóbica, pierde los enlaces hidrógeno que podría dirigir hacia dicha superficie. De esta manera se establecen fuerzas no compensadas entre las moléculas hidrofóbicas y el agua que posibilitan la movilidad del agua en torno de las mismas, tal como ocurre en la tensión superficial.

Una de las características más importantes de la interacción hidrofóbica es el comportamiento con la temperatura. Puesto que la contribución a la energía libre de la interacción hidrofóbica (*ih*) es (Grigera, 1987):

$$\Delta G^{ih} = \Delta H^{ih} - T \Delta S^{ih}$$

Si las variaciones de entalpía y entropía se mantienen relativamente constantes en un cierto rango de temperatura la interacción hidrofóbica aumentará con ésta.

El comportamiento de la interacción hidrofóbica con la temperatura, se aparta del comportamiento del resto de las interacciones.

Si ponemos atención en la fuerza impulsora de la interacción vemos que el término $T \Delta S^{ih}$ es el que decide el comportamiento de la temperatura. Puesto que si ΔS^{ih} es mayor que cero, si consideramos un intervalo pequeño de temperatura, ΔS^{ih} y ΔH^{ih} constantes, vemos que un aumento de la temperatura significa una disminución de la energía libre de la interacción, es decir que el proceso se torna más favorable. Este simple razonamiento muestra que la interacción hidrofóbica aumenta con la temperatura. A temperaturas moderadas, la interacción hidrofóbica aumenta con la temperatura, y en los casos más críticos se llegan a la separación de fases. Una experiencia muy común es el calentamiento de las bebidas gaseosas.

La escasa solubilidad de sustancias no polares en agua como los gases CO_2 , N_2 , O_2 por ejemplo es debido a un descenso de la entropía, y no a un aumento de entalpía producido en la disolución. La evidencia experimental es muy simple, ya que la solubilidad de las sustancias no polares disminuye cuando aumenta la temperatura. Puesto que desde el punto de vista termodinámico, en todo proceso espontáneo la energía libre del sistema disminuye, analizando la siguiente ecuación:

$$\Delta G = \Delta H - T \Delta S$$

el comportamiento descripto frente al aumento de temperatura se puede explicar mediante la aparición de una diferencia de entropía negativa. Esta diferencia de entropía implica un aumento del orden en el sistema, que se interpreta como una restricción de movimiento dentro de la molécula apolar, y un aumento del orden de las moléculas de agua en torno a la misma. Físicamente este hecho se logra mediante estructuras tipo hidrato-clatratos⁹ (Fig. 9) o mediante la formación de semicajas de agua alrededor de la molécula apolar.

⁹ La palabra clatrato proviene del griego y significa red. Una sustancia se coloca en el interior de la red cristalina de otra. Uno de los clatratos más conocidos es el de metano-agua.

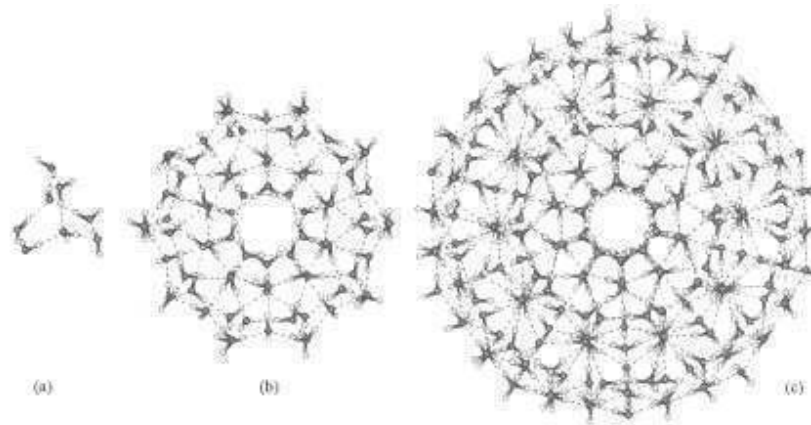


Figura 9. Cúmulos de agua. a) octámero estable; b) veinte octámeros formando un dodecahedro; c) la estructura b se puede expandir conteniendo 280 moléculas de agua que forman un icosaedro (Chaplin, 2001).

Se conocen una gran variedad de compuestos enjaulados en el hielo (por ejemplo, Ar, Kr, Xe, Cl₂, Br₂, CO₂, SO₂, CHCl₃, etc.). La condición básica es que el tamaño de la molécula y del hueco sean los apropiados. La mayoría de hidratos se pueden obtener simplemente por congelación del agua en presencia del gas dado¹⁰. El agua cubre las superficies hidrofóbicas con clatratos en forma de pentágonos y en parte dodecahedros, lo que evita la pérdida de la mayoría de los enlaces de hidrógeno. La formación de clatratos maximiza los contactos de van der Waals con la superficie conservando los enlaces de hidrógeno.

Cuando la sustancia en contacto con el agua es anfílica o anfipática, es decir parte de la molécula es hidrofóbica y parte hidrofílica, puede formar micelas (Fig. 10).

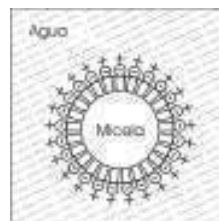


Figura 10. La micela es una estructura con el interior hidrofóbico y el exterior hidrofílico.

Es el caso de fosfolípidos en agua, que se pueden estabilizar bajo determinadas condiciones en partículas cerradas, formadas por monocapas o bicapas. Hacia el interior de la micela, las fuerzas hidrofóbicas mantienen cohesionada la parte no polar de las moléculas. Cuando las sustancias anfipáticas separan dos zonas acuosas, como pasa con el interior y el

¹⁰ En los fondos marinos de varias partes del mundo, se pueden encontrar jaulas de hielo que atrapan gas metano producido por la digestión microbiana de la materia orgánica presente en el lodo del fondo marino. Estos cristales de hielo del subsuelo marino acumulan más energía que todas las reservas mundiales de crudo juntas. Se estima que al menos duplican el contenido en carbono encerrado en todos los depósitos de gas natural, petróleo y carbón mineral de la Tierra.

exterior de una célula los fosfolípidos se ordenan espontáneamente en forma de bicapas, como es el caso de las membranas biológicas (Fig. 11).

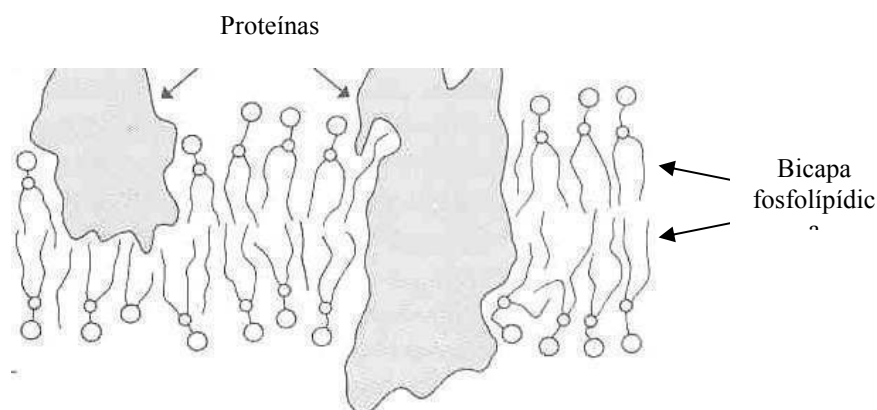


Figura 11. Las membranas biológicas son autoensamblados moleculares estabilizados termodinámicamente.

La presencia de agua en la estructura de la membrana es crucial para mantener las propiedades estructurales y las de permeabilidad. Los procesos de deshidratación, liofilización o desecamiento afectan el empaquetamiento molecular y concomitantemente pueden conducir a que las estructuras adquieran un estado cristalino rígido, frágil y de baja permeabilidad. Sumado a ello, la deshidratación puede producir cambios en la proporción de áreas polares y no polares, afectando la distribución espacial y topológica de los lípidos. Éstos que normalmente están estabilizados en la bicapa, pueden abandonar esta conformación, destruyendo la barrera de permeabilidad y la capacidad de separar cargas eléctricas de la membrana (despolarización de la membrana) (Disalvo, 2004).

5.10. Tensión superficial

Las interacciones puente hidrógeno explican la extraordinaria fuerza de cohesión, puesta de manifiesto en la gran tensión superficial del agua, lo que se hace evidente en la interfase entre el agua y el aire. La tensión superficial puede definirse como la fuerza por unidad de longitud que puede empujar en forma perpendicular a una línea en plano con la superficie. Debido a la alta tensión superficial, el agua puede soportar una aguja de acero cuidadosamente colocada en su superficie. La tensión superficial en la interfase agua aire es de 0.0728 N m^{-1} a 20°C .

A la fuerza que actúa por centímetro de longitud de una película que se extiende se le llama tensión superficial del líquido, la cual actúa como una fuerza que se opone al aumento de área del líquido. La tensión superficial es numéricamente igual a la proporción de aumento de la energía superficial con el área y se mide en erg/cm^2 o en dinas/cm . La energía superficial por centímetro cuadrado se representa con la letra griega gamma (γ).

Los valores de la tensión superficial denotan que las moléculas superficiales tienen una energía aproximadamente 25% mayor que las que se encuentran en el interior del fluido. Este exceso de energía no se manifiesta en sistemas ordinarios debido a que el número de moléculas en la superficie es muy pequeño en comparación con el número total del sistema.

En un fluido cada molécula interacciona con las que le rodean. El radio de acción de las fuerzas moleculares es relativamente pequeño, abarca a las moléculas vecinas más cercanas. Vamos a determinar de forma cualitativa, la resultante de las fuerzas de interacción sobre una molécula que se encuentra en diferentes posiciones relativas (Fig. 12).

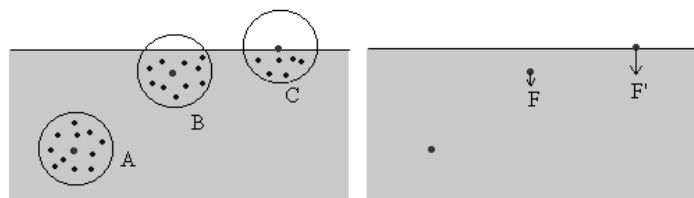


Figura 12. Moléculas de agua consideradas A en el interior del líquido; B en las proximidades de la superficie y C en la superficie.

Dentro de un líquido, alrededor de una molécula actúan atracciones simétricas pero en la superficie, una molécula se encuentra sólo parcialmente rodeada por moléculas y en consecuencia es atraída hacia adentro del líquido por las moléculas que la rodean. Esta fuerza de atracción tiende a arrastrar a las moléculas de la superficie hacia el interior del líquido (tensión superficial), y al hacerlo el líquido se comporta como si estuviera rodeado por una membrana invisible.

La tensión superficial es responsable de la resistencia que un líquido presenta a la penetración de su superficie, de la tendencia a la forma esférica de las gotas de un líquido, del ascenso de los líquidos en los tubos capilares y de la flotación de objetos u organismos en la superficie de los líquidos. Termodinámicamente la tensión superficial es un fenómeno de superficie y es la tendencia de un líquido a disminuir su superficie hasta que su energía de superficie potencial es mínima, condición necesaria para que el equilibrio sea estable. Como la esfera presenta un área mínima para un volumen dado, entonces por la acción de la tensión superficial, la tendencia de una porción de un líquido lleva a formar una esfera o a que se produzca una superficie curva o menisco cuando está en contacto un líquido con un recipiente.

Las gotas de agua son estables debido a su alta tensión superficial. Esto se puede ver cuando pequeñas cantidades de agua se ponen en superficies no solubles como el vidrio: el agua se queda junta en forma de gotas. Esta propiedad es importante en la transpiración de las plantas.

La tensión superficial depende de la naturaleza del líquido (Tabla 3), del medio que le rodea y de la temperatura. En general, la tensión superficial disminuye con la temperatura, ya que las fuerzas de cohesión disminuyen al aumentar la agitación térmica. La influencia del medio exterior se comprende ya que las moléculas del medio ejercen acciones atractivas sobre las moléculas situadas en la superficie del líquido, contrarrestando las acciones de las moléculas del líquido.

Tabla 3. Tensión superficial de algunos líquidos a 20°C.

Líquido	γ (10^{-3} N/m)
Aceite de oliva	33.06
Agua	72.8
Alcohol etílico	22.8

Benceno	29.0
Glicerina	59.4
Petróleo	26.0

5.11. Ascenso capilar

La atracción entre moléculas de agua basada en los puentes hidrógeno, se conoce como *cohesión*. La interacción atractiva entre una fase líquida y una sólida se denomina *adhesión*. Cuando las fuerzas de adhesión superan a las de cohesión, se dice que las paredes del recipiente que contiene el líquido son “mojables”, y el agua asciende por el capilar. En el extremo opuesto, cuando las fuerzas de cohesión superan a las de adhesión, el líquido no asciende. Estas dos situaciones están representadas en los siguientes esquemas:



Figura 14. a) el ángulo θ varía entre 0 y 90°, y el líquido “moja al capilar; consecuentemente sube. b) el ángulo varía entre 90 y 180°, y el líquido no “moja” el capilar.

La ecuación de Young-Dupré indica que:

$$\text{Adhesión} = 1 + (\cos \theta / 2) \text{cohesión}$$

Si consideramos un capilar con paredes mojables las fuerzas de adhesión hacen que el fluido ascienda, y debido a las fuerzas de cohesión el resto del agua es empujada hacia arriba. La superficie aire-agua resiste esta tensión lo que hace minimizar el área de dicha interfase.

El ascenso capilar es la resultante de dos fuerzas:

- la de gravedad actuando hacia abajo
- la tensión superficial que empuja hacia arriba

La altura resultante del ascenso h , es proporcional a:

$$h = 2 \gamma \cos \theta / r \rho g$$

donde:

- γ la tensión superficial
- r el radio del capilar
- ρ la densidad del agua
- g la aceleración de la gravedad.

La Figura 14 a continuación resume las observaciones detalladas.

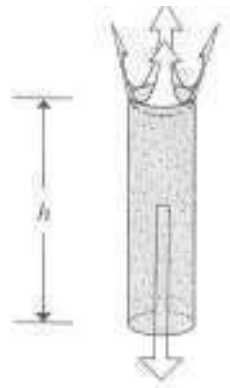


Figura 14. Ascenso capilar del agua. Diagramas de fuerza que indican que la tensión superficial se proyecta hacia arriba en balance con la acción de la gravedad hacia abajo.

6. Potencial químico del agua

El potencial químico de una especie dada indica la energía libre asociada con ésta y disponible para realizar un trabajo.

6.1. Energía libre y potencial químico

Las plantas y los animales requieren un continuo aporte de energía libre. La fuente última de energía libre para los seres vivos es el sol. Mediante la fotosíntesis se transforma la energía radiante en energía libre que es conservada en primera instancia en forma transitoria como ATP, y luego en la energía de enlaces que deviene de la transformación de CO_2 y H_2O en fotosintatos y O_2 (Nobel, 1991). Cuando el proceso fotosintético es globalmente “revertido” durante la respiración, la energía libre disponible es reconvertida en una adecuada forma de energía “corriente” que es el ATP. A su tiempo esta forma de energía es utilizada para realizar trabajo biológico de transporte activo, síntesis y trabajo mecánico.

Para todo proceso, tanto a escala molecular como global, la energía libre disminuye. De hecho, la estructura de las células así como la de los ecosistemas está gobernada por el suministro inicial de energía libre y las inexorables leyes de la termodinámica que describen la liberación de energía libre. En un sistema dado, la mínima cantidad de trabajo necesaria para causar un cambio, es la energía libre asociada a dicho trabajo. Alternativamente, la disminución de energía asociada en regresar al estado anterior, representa la máxima cantidad de trabajo que puede derivarse de dicha transición.

El conocimiento de la energía libre bajo una determinada condición, comparada con otra, permite predecir la dirección de un cambio espontáneo o movimiento: un cambio espontáneo en un sistema a T y P constantes procede en la dirección que genera una disminución de energía libre. Bajo estas condiciones, la disminución en la energía libre de Gibbs, es igual a la máxima cantidad de energía disponible para realizar trabajo, mientras que si la energía aumenta en alguna transición, el cambio de energía libre de Gibbs representa la mínima cantidad de trabajo requerida.

La energía libre de Gibbs de todo un sistema dado está compuesta por las contribuciones aditivas de cada una de las especies presentes.

A cada componente químico de un sistema se le puede asignar una energía libre por mol de esa especie. Esa cantidad es el potencial químico de cada especie, y se describe mediante el símbolo μ . Durante cualquier transición de una especie química, su potencial químico cambia. Si en la transición de A a B, μ^B es menor que μ^A , entonces se dice que la energía por mol de la especie química en cuestión disminuye. Ese proceso será espontáneo para la especie considerada (podemos imaginar como ejemplo el agua cayendo por una cascada). En principio entonces es posible acoplar el cambio espontáneo para realizar un trabajo. La máxima cantidad de trabajo que podrá hacerse es proporcional a $\mu^B - \mu^A$. Si ambos potenciales son iguales, la situación es de equilibrio. Si el potencial final es mayor que el inicial, la única manera que el proceso se lleve a cabo es que se aporte la energía necesaria mediante algún otro cambio en el sistema, y la mínima cantidad de trabajo que deberá aportarse será igual a $\mu^B - \mu^A$. Podemos interpretar las diferencias de potenciales químicos entre dos compartimientos, como la “fuerza impulsora” para el movimiento de ese componente.

El potencial químico de una sustancia claramente depende de su composición química, pero también de otros factores tales como:

- Concentración
- Presión (presión hidrostática en biología)
- Potencial eléctrico
- Gravedad

Podremos entonces comparar los potenciales químicos de especies a ambos lados de una barrera para esperar o no un movimiento neto de ella a través de la misma (de la misma forma que comparando las temperaturas podemos predecir el flujo de calor), ya que el $\Delta\mu$ de una región a otra nos aporta una medida conveniente de la fuerza impulsora para la especie en consideración.

6.2. Análisis del potencial químico

La siguiente ecuación ha sido comprobada experimentalmente, y tiene la forma del siguiente algoritmo (para el caso particular que estamos tratando, el subíndice w representa la especie química agua) (Nobel, 1991):

$$\mu_w = \mu_w^* + RT \ln a_w + V_w P + z_w F E + m_w g h$$

Esta expresión matemática es considerada “elegante” por la gran cantidad de información que aporta. La expresión completa permite referirse a la energía de una determinada especie, siendo el término en asterisco el que se refiere a la energía de la especie en el estado estándar. En el caso del agua, el estado estándar se considera cuando se trata de agua pura. Como para la mayoría de las aplicaciones de este concepto lo que interesa son las diferencias en el potencial químico entre dos localizaciones diferentes, el término μ_w^* se cancela. Las unidades de μ_w^* son las de energía por mol de sustancia (por ejemplo J mol^{-1}).

El término a_w se refiere estrictamente a la actividad del agua, pero para consideraciones termodinámicas generales puede tomarse la concentración siempre que la solución sea diluida (de manera de evitar la influencia de otras sustancias a través de las interacciones).

V_w se refiere al volumen parcial molal, que es muy cercano al volumen de un mol de cada especie, pero en el caso del agua, si hay solutos disueltos puede producirse el fenómeno de contracción conocido como electrotricción. El término P se refiere al valor de la presión por encima de la atmosférica y que en el caso del agua se refiere a la presión hidrostática. Debido a

que las células vegetales poseen paredes rígidas, se pueden desarrollar importantes presiones hidrostáticas en la célula vegetal, a diferencia de la animal que generalmente es muy pequeña.

El término $z_w F E$ se toma en cuenta la influencia del potencial eléctrico de la especie química. En el caso del agua, este término no contribuye a su potencial químico, y por lo tanto no se lo considera.

El último término de la ecuación es el gravitacional y expresa la cantidad de trabajo requerida para elevar un objeto de una masa por mol determinada¹¹, a una altura vertical igual a h , considerando que existe una aceleración de la gravedad de valor g . Este término afecta por ejemplo a la percolación del agua a través de los poros del suelo, y al movimiento hacia arriba en los árboles.

6.3. Actividad del agua y presión osmótica

El fenómeno de ósmosis es la tendencia del solvente como por ejemplo el agua, a fluir dentro de una solución más concentrada de la cual está separada por una membrana semipermeable, que permite el pasaje de moléculas de solvente pero no las de soluto.

El efecto surge de la tendencia del agua a igualar su potencial químico en ambos lados de la membrana. Para compensar la presencia de soluto se debe aplicar una presión a la solución de modo de restablecer el potencial químico de la misma al valor característico del solvente puro. La presión adicional que se requiere aplicar a la solución más concentrada para alcanzar el equilibrio y frenar el flujo neto del solvente hacia ésta es llamada presión osmótica que se indica con la letra Π (Atkins, 1995).

Dado que se produce un descenso de la presión de vapor del agua por la disolución de solutos¹² no volátiles en ella, la actividad del agua en la solución disminuye.

Para soluciones reales, la presión osmótica está relacionada con la concentración molar de soluto, mediante la ecuación de van't Hoff:

$$\Pi = - R T \ln a_w$$

De modo entonces que un aumento en la concentración de solutos aumentan la presión osmótica y disminuye la actividad del agua. El algoritmo que representa la relación entre la presión osmótica y la actividad del agua es la siguiente:

$$R T \ln a_w = -V_w \Pi$$

Por lo tanto en la ecuación general del potencial químico del agua, el término $R T \ln a_w$ puede ser reemplazado por $-V_w \Pi$.

¹¹ La masa por mol de agua es $0.018016 \text{ kg mol}^{-1}$

¹² Una solución aislada tiene potencial osmótico, lo que significa que puesta en un osmómetro puede manifestar presión. Para los fines biológicos, a menudo los instrumentos que miden potencial osmótico lo hacen en función de otra propiedad coligativa de la solución, tal como la elevación del punto de ebullición o el descenso de la presión de vapor o del punto de congelación, que están directamente correlacionados con el potencial osmótico. Para considerar el efecto de los solutos, se tiene en cuenta la osmolaridad de los solutos en lugar de la molaridad, lo que permite hacer una correlación más perfecta entre la concentración de los solutos y su influencia en el potencial osmótico de la solución. Para esto es importante considerar la relación de Van't Hoff

6.4. Presión mátrica

Hay un término que frecuentemente se incluye en la ecuación del potencial químico del agua, que es importante para ciertas aplicaciones de la fisiología vegetal, y es el llamado *presión mátrica*. Esta presión no representa ninguna fuerza nueva, pero resulta útil discriminarla cuando surgen interacciones en interfases como son el líquido-sólido en la superficie de los coloides. Cuando las moléculas de agua están asociadas con las superficies de partículas coloidales, tienen menor tendencia tanto a reaccionar químicamente en la solución, como a escapar al ambiente en forma de vapor. La presencia de interfases disminuye la actividad del agua, especialmente cerca de las superficies. Como también la presencia de solutos disminuye la actividad del agua, se suele considerar que ambos efectos son aditivos en una solución que contiene solutos ordinarios y coloides, y por lo tanto el término Π incluiría ambas interacciones obedeciendo a la siguiente relación matemática (Nobel, 1991):

$$\Pi = \tau + \Pi_s$$

donde:

τ : la presión mátrica

Π_s : el potencial debido a los solutos ordinarios.

Las áreas en las que el potencial mátrico es aplicado, son las que describen el potencial agua de suelos y en paredes celulares.

6.5. Potencial agua

De acuerdo a todas las consideraciones anteriores, podemos escribir la ecuación del potencial químico del agua, de la siguiente manera (Nobel, 1991):

$$\mu_w = \mu_w^* - V_w \Pi + V_w P + m_w g h$$

La cantidad $\mu_w - \mu_w^*$ es importante para discutir las relaciones hídricas de las plantas. Representa el trabajo involucrado en mover un mol de agua desde un reservorio de agua pura a la presión atmosférica, a la misma temperatura del sistema en consideración, y al nivel cero del término gravitacional, a otro punto arbitrario del sistema (a P y T constantes). Una diferencia entre las dos ubicaciones en el valor $\mu_w - \mu_w^*$ indica que el agua no está en equilibrio, por lo que tenderá a fluir hacia la región donde el $\Delta\mu$ sea menor.

Una cantidad proporcional a $\mu_w - \mu_w^*$ que se usa en el estudio de relaciones hídricas en plantas, es el *potencial agua*, Ψ , que se define de la siguiente manera:

$$\Psi = \frac{\mu_w - \mu_w^*}{V_w} = P - \Pi + \rho_w g h$$

En la que el término ρ_w se refiere a la densidad del agua y es igual a m_w / V_w que es la masa por mol de agua sobre el volumen por mol de agua. La magnitud $\rho_w g h$ es 0.0098 MPa m⁻¹. Así, si el agua se mueve 10 m verticalmente, la contribución gravitacional al potencial agua se incrementa en 0.1 MPa. Para ciertas aplicaciones este término es obviado.

La ecuación indica que un incremento en la presión hidrostática aumenta el potencial del agua, y que un incremento en la presión osmótica lo disminuye.

La convención para definir Ψ es la siguiente:

$$\Psi = \square\square \Psi_P + \Psi_s + \Psi_g$$

donde:

Ψ_P potencial hidrostático o potencial de presión

Ψ_s potencial osmótico

Ψ_g potencial gravitacional

7. Agua y biomoléculas

7.1. Agua y estructura de glúcidos

El enlace puente hidrógeno es responsable de la solubilidad de las sustancias polares en agua, así como de sus estructuras. Los glúcidos interaccionan fuertemente con el agua, debido a que poseen múltiples grupos hidroxilos que pueden intervenir en la formación de puentes de H. En la siguiente figura se representan las interacciones puente hidrógeno entre los glúcidos y el agua:

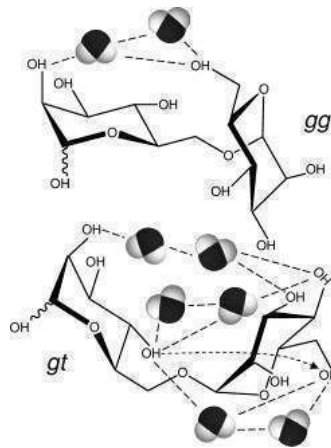


Figura 15. Puentes de hidrógeno predichos mediante simulaciones de dinámica molecular (Almond, 2005).

La comprensión de la dependencia entre las moléculas de los glúcidos y el agua, resulta clave para determinar la conformación y dinámica de los enlaces glucosídicos, así como la función de oligo y polisacáridos, y podría explicar por qué ciertas secuencias de azúcares han sido seleccionadas durante la evolución, a expensas de otras.

En particular, el tipo de enlace entre glúcidos condiciona la interacción que establecerá con el agua, y la flexibilidad de la estructura resultante. Así por ejemplo, las moléculas de glucosa unidas entre sí por enlaces tipo alfa como en el almidón, configuran estructuras compactas y flexibles, mientras que si los enlace son de tipo beta como en la celulosa generan estructuras extendidas y rígidas. Esta mayor o menor flexibilidad está dada por la posibilidad de establecer puentes de H con el agua, o predominantemente con oxhidrilos de otras moléculas de glúcidos (Almond, 2005).

Desde otro punto de vista, los glúcidos como solutos polares afectan las propiedades coligativas del agua. En particular los glúcidos de bajo peso molecular y sus derivados alcohólicos (como el glicerol por ejemplo), se conocen como anticongelantes coligativos o crioprotectores, ya que bajan el punto de congelación del agua en proporción a su concentración

en la solución, para el caso de soluciones diluidas. Entre los que se citan trehalosa, sacarosa, rafinosa, fructanos, sorbitol o manitol cumplen un rol muy importante en los seres vivos en las adaptaciones metabólicas que previenen la muerte por congelamiento (Zeiger, 2002).

7.2. Agua y estructura de proteínas y ácidos nucleicos. ¿Qué pasa con el agua al interactuar con polielectrolitos?

Cerca de los polielectrolitos la osmolaridad es alta y la actividad y el potencial químico del agua son bajas. El potencial del agua es parcialmente incrementado por colapso de la red de puentes de hidrógeno, dando origen a agua de alta densidad (AAD). Si la superficie en contacto con el agua es altamente cargada, la zona de AAD puede alcanzar varios nanómetros y la densidad de esta primera capa de hidratación puede ser mayor a 1.1 g/ml. La zona de AAD es fluida y reactiva, débilmente unida por puentes de hidrógeno, y acumula pequeños cationes, aniones multivalentes (doble capa de polielectrolitos) y solutos hidrofóbicos. Para mantener el potencial del agua constante, el agua que rodea a esta zona de bajo potencial AAD, tiene un potencial aún menor, mediante una reducción de su densidad, generando por tanto una zona de agua de baja densidad (ABD). Estas dos zonas no son estrictamente distinguibles, pero el potencial del agua es similar mostrando un gradiente desde la superficie al interior de la masa de agua. (Chaplin, 2006).

Las propiedades únicas de hidratación de macromoléculas biológicas, en gran medida determina su estructura tridimensional, y por lo tanto su función en solución.

7.2.1. Caso particular de las proteínas

La hidratación es muy importante para la estructura tridimensional y actividad de las proteínas. Las proteínas en solución poseen flexibilidad conformacional, que acompaña a un amplio rango de estados de hidratación que no se muestran en el estado cristalino. Existe tensión entre el ABD y las superficies hidrofóbicas, que conducen a la formación de un núcleo hidrofóbico. Sumado a esto, el agua actúa como un lubricante que favorece los cambios necesarios en los puentes de hidrógeno, y los movimientos moleculares internos en la proteína necesarios para su actividad biológica, dependen de esta plasticidad que determina el nivel de hidratación de la molécula.

La primera capa de hidratación alrededor de las proteínas es ordenada, con alta tasa de transferencia de protones. Es además un 10 a 20% más densa que el agua de la masa total. Por medio de análisis de rayos X, es posible demostrar que el agua se encuentra más ordenada en las zonas que rodean a las partes polares, pues allí los tiempos de residencia de las moléculas de agua son mayores que en torno de las zonas no polares. El tipo de orden en torno de los grupos polares y no polares es diferente. Los grupos polares interactúan con el agua mediante puentes de hidrógeno e interacciones iónicas. Los grupos no polares promueven estructuras de clatratos de baja densidad, con mayor libertad de rotación, y rodeados de agua más densa.

El plegamiento de las proteínas (Fig. 16) responde a las interacciones hidrofóbicas y para minimizar la exposición al agua las proteínas adoptan una conformación tendiente a la esférica (en realidad es poliédrica).

El agua es crítica, no solamente para el correcto plegado de las proteínas sino para el mantenimiento de su estructura. Los cambios de energía libre de plegamiento y desplegamiento son debidos a efectos combinados de tanto el plegado/desplegado como cambios de hidratación. Estos se compensan de modo que la energía libre de estabilidad de una proteína típica es

solamente 40-90 kJ/mol, que equivale a unos pocos enlaces de hidrógeno. Existen contribuciones entálpicas y entrópicas a ese cambio de energía libre que cambian con la temperatura y por lo tanto da lugar a desnaturalización por calor y en algunos casos, por frío.

La hidratación de los grupos polares internos es mayormente responsable de la desnaturalización por frío, dado que la energía de hidratación es mayor con frío. Por lo tanto, la desestabilización de las proteínas en solución por acción del frío, es debida a la natural estructuración del agua a menores temperaturas.



Figura 16. La conformación de una proteína globular es aproximadamente esférica, con sus grupos hidrofóbicos en el interior de la estructura y los hidrofílicos en contacto con el medio acuoso.

7.2.2. Caso particular de los ácidos nucleicos

La hidratación es muy importante para la conformación y función de los ácidos nucleicos. Tanto es así, que la hidratación de la molécula de ADN tiene mucho que ver con el descubrimiento de su estructura, a partir de los experimentos realizados por Rosalind Franklin, Maurice Wilkins, James Watson y Francis Crick, entre 1951 y 1953, en el laboratorio Cavendish de la Universidad de Cambridge en Inglaterra.

En esos años, las imágenes obtenidas con rayos X de la molécula de ADN posibilitaron el planteo de la estructura tridimensional de la misma. En primer lugar se obtuvo la siguiente imagen, a la que denominaron forma A del ADN:

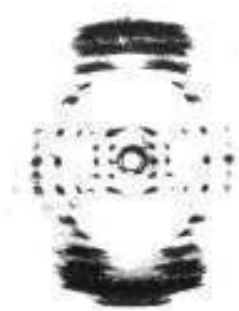


Figura 17. A-ADN. Imagen obtenida con Rayos X, que no sugiere una estructura helicoidal (Tomada de Watson, 1968).

Con el tiempo se obtuvo una segunda imagen del ADN, cuando las moléculas estaban rodeadas de una gran cantidad de agua, y la llamaron forma B, que se ve en la siguiente figura:



Figura 18. B-ADN. Imagen obtenida con rayos X, que sugiere una estructura helicoidal. (Tomada de Watson, 1968).

Es interesante transcribir el pensamiento de James Watson cuando vio esta imagen: “En cuanto vi la fotografía, quedé boquiabierto y se me aceleró el pulso. La figura esbelta, increíblemente más sencilla que las obtenidas con anterioridad, es decir, las de la forma A. Además los reflejos negros en forma de cruz que dominaban la fotografía sólo podían provenir de una estructura helicoidal. Con la forma A, el argumento a favor de una hélice nunca había sido concluyente, y existía cierta ambigüedad en cuanto a qué tipo de simetría helicoidal estaba presente; en cambio la simple inspección de la fotografía con rayos X de la forma B, permitía descubrir en ella varios parámetros helicoidales vitales”. En definitiva, estas reflexiones llevaron luego a la modelización de la estructura del ADN, con lo que podemos decir que se inició una nueva disciplina, que es la Biología Molecular.

El B-DNA requiere aproximadamente 30% en peso de agua, para mantener su conformación nativa en el estado cristalino; una deshidratación parcial conduce a su desnaturalización. La forma A-DNA es más estable con menor actividad del agua asociada. Las dos cadenas complementarias del ADN interactúan entre sí mediante puentes de H entre bases nitrogenadas complementarias (A-T y G-C).

7.3. *¿Cómo impactan las propiedades del agua en los seres vivos?*

El agua actúa como moderador del clima y de los sistemas vivientes, y gracias al agua, el clima de la Tierra se mantiene estable. El agua funciona también como moderador en los sistemas vivos, especialmente en animales. Esto es posible gracias al calor específico del agua, que es de una caloría para el agua (calor específico es el calor –medido en calorías– necesario para elevar la temperatura de un gramo de una sustancia en un grado Celsius). En términos biológicos, esto significa que frente a una elevación de la temperatura en el ambiente circundante, la temperatura de una masa de agua subirá con una mayor lentitud que otros materiales. Igualmente, si la temperatura circundante disminuye, la temperatura de esa masa de agua disminuirá con más lentitud que la de otros materiales. Así, esta cualidad del agua permite que los organismos acuáticos vivan relativamente con placidez en un ambiente con temperatura fija, y que los sistemas biológicos compuestos en más de un 90% por agua puedan mantener su temperatura alrededor de una óptima.

La evaporación es el cambio de una sustancia de un estado físico líquido a un estado físico gaseoso. Necesitamos 540 calorías para evaporar un gramo de agua. En este punto, el agua hierve (punto de ebullición). Esto significa que tenemos que elevar la temperatura hasta

100°C para hacer que el agua hierva. Cuando el agua se evapora desde la superficie de la piel, o de la superficie de las hojas de una planta, las moléculas de agua arrastran consigo calor, funcionando como un sistema refrescante en los organismos.

Otra ventaja del agua es su punto de congelación. Cuando se desea que una sustancia cambie de un estado físico líquido a un estado físico sólido, se debe extraer calor de esa sustancia. La temperatura a la cual se produce ese cambio en una sustancia se llama punto de fusión. Para cambiar el agua del estado físico líquido al sólido, tenemos que disminuir la temperatura circundante hasta 0°C. Para fundirla de nuevo, es decir para cambiar un gramo de hielo a agua líquida, se requiere un suministro de calor de 79.7 calorías. Cuando el agua se congela, la misma cantidad de calor es liberada al ambiente circundante. Esto permite que en invierno la temperatura del entorno no disminuya al grado de aniquilar toda la vida del planeta.

Como solvente, el agua es considerada el solvente químico universal de casi todas las sustancias que pueden disolverse en agua. Como el agua es un disolvente inerte, esto tiene importancia desde el punto de vista biológico, ya que los materiales son entregados a los organismos en forma relativamente no modificada, y el agua misma puede usarse como solvente una y otra vez, ya que es un solvente inerte, que no es modificado químicamente por los solutos. La mitad o poco más de los elementos químicos en diferentes proporciones se encuentran disueltos en los cuerpos de agua naturales. Los ríos, lagos y el mar son soluciones acuosas, algunas más concentradas que otras en sustancias de carácter orgánico e inorgánico.

7.4. Efectos del congelamiento en los seres vivos

Las plantas y el resto de los seres vivos, se congelan cuando no pueden evitar la nucleación ni prevenir el crecimiento de los cristales. El congelamiento induce a la deshidratación celular que es la causa del mayor daño. La respuesta de las células a las bajas temperaturas depende de las tasas de enfriamiento a las que son sometidas las mismas (Cabodevila & Teruel, 2001). Cuando las tasas de enfriamiento son lentas, se produce lo que se conoce como efecto de solución, ya que al iniciarse el descenso de temperatura, comienza a formarse hielo en la solución extracelular. Como los cristales son de agua pura, los solutos originalmente disueltos en la solución aumentan la presión osmótica extracelular, facilitando la salida de agua de la célula, la que disminuye su volumen. Esa salida de agua por flujo osmótico puede prevenirse cuando la célula ha acumulado sustancias crioprotectoras, como se explicará a continuación. Cuando la tasa de enfriamiento es excesivamente rápida, puede ocurrir que el agua no alcance a salir del interior de las células y se congele formando cristales intracelulares que pueden provocar un daño mecánico (Cabodevila & Teruel, 2001).

Las estrategias para evitar la congelación son varias, entre las cuales podemos citar la depresión del punto de congelación, la vitrificación y el superenfriamiento. La depresión del punto de congelación causada por la presencia de solutos y el superenfriamiento pueden ser estrategias que posibiliten la adaptación de ciertos grupos de plantas al frío. Las hojas de algunas especies, como el olivo y el bambú, se mantienen superenfriadas por largos períodos como estrategia para evitar el congelamiento (Pearce, 2001).

Existen factores anticongelantes naturales tales como: expresión de proteínas de estrés por frío, acumulación de glúcidos particularmente sacarosa, acumulación de otros crioprotectores como el aminoácido prolina y modificaciones en la composición lipídica de la membrana.

Las proteínas de protección al frío, parece que actúan reduciendo la temperatura a la que se produce la nucleación. Estas proteínas se ubican en el espacio extracelular e interactúan con el hielo, modificando la forma y tamaño de los cristales (Atici & Nalbantoglu, 2003). Las

proteínas se adsorben en la superficie de los cristales y modifican su crecimiento. Las proteínas inhiben el crecimiento del cristal y deprimen la temperatura de congelamiento de la solución más de lo que podría esperarse por efectos coligativos. Esta propiedad se conoce como histéresis térmica. Las proteínas impiden la recristalización que es el crecimiento de los cristales. Las proteínas también tienen la habilidad de interactuar con los agentes de nucleación.

En general, la aclimatación de las plantas al frío es debida a la acumulación de solutos en la raíz, especialmente azúcares solubles los cuales actúan por efecto coligativo reduciendo la energía libre del agua por dilución de la misma. Acoplado a este fenómeno, se produce una reprogramación del metabolismo carbonado que conduce a un cambio en la partición del carbono fijado hacia la síntesis de sacarosa en lugar de almidón en las hojas. Sin embargo los ensayos realizados demuestran que la relación entre la aclimatación al frío y la síntesis de sacarosa no es tan simple, ya que depende de algunos cambios en el patrón de crecimiento vegetativo (Hekneby *et al.*, 2006).

La estructura de la membrana se daña cuando se excede su tolerancia a la deshidratación que produce pérdida de sus características semipermeables. La protección de la membrana se produce por cambios en su composición lipídica y acumulación de solutos crioprotectores en el citosol. La hidrólisis de sacarosa resulta en la acumulación de azúcares libres que tienen efectos crioprotectores al mantener un bajo potencial osmótico en la célula.

El daño también ocurre por que se supera la capacidad de tolerancia al superenfriamiento, o embolismos en los conductos xilemáticos ocasionados por los cristales de hielo.

8. ¿Cómo ingresa el agua al interior de los seres vivos?

El Premio Nobel de Química 2003 fue concedido a los estadounidenses Peter Agre y Roderick Mackinnon por sus hallazgos sobre los canales de la membrana celular a través de los cuales pasan el agua y las sales.

Ya a mediados del siglo XIX se suponía que debía haber algún tipo de abertura en la membrana celular que permitiera el flujo de agua y sales. A partir de 1950 se admitió que el agua podía ser transportada dentro y fuera de la célula por poros que posibilitaban el pasaje simultáneo de agua y solutos. En los años siguientes se consideró que debía haber algún tipo de filtro que impidiera que pasaran otras partículas que no fueran las moléculas de agua. Cuando se comenzaron a hallar los canales iónicos se creyó que el agua no requería una vía específica y que podía pasar por difusión a través de la membrana. Pero el problema era la regulación, pues si no hay una estructura de proteína es muy difícil regular la entrada y salida de moléculas.

En 1992 Peter Agre logró identificar esa proteína a la que bautizó “acuaporina”. Como sucede frecuentemente, el hallazgo de Agre resultó del aprovechamiento inteligente de una observación accidental. Mientras purificaban un antígeno de los glóbulos rojos, Agre y colaboradores encontraban una proteína desconocida que contaminaba sus muestras. Decidieron estudiarla, la purificaron y mediante procedimientos de ingeniería genética la insertaron en ovocitos de la hembra del sapo africano *Xenopus laevis* que normalmente carece de ella y cuya membrana es poco permeable al agua. Comprobaron que los ovocitos así modificados y colocados en un medio hipotónico, estallaban como consecuencia de la rápida entrada de agua. Ese efecto no se observaba en las células que no tenían la proteína (Borgnia, 1999).

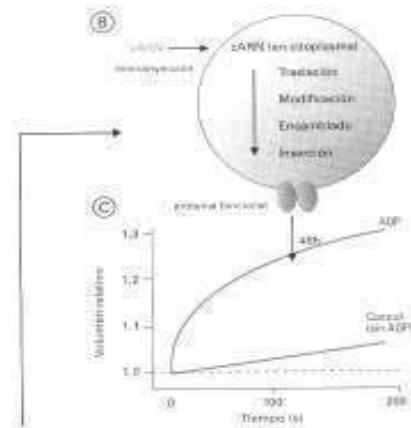


Figura 20. B) El ovocito maduro tiene una membrana con muy baja permeabilidad al agua. La formación de acuaporina (AQP) en el interior del ovocito, se logra inyectando en él, el material que codifica para su síntesis. Una vez formada la AQP se inserta espontáneamente en la membrana del ovocito. C) Para evaluar la función de la AQP se compara la velocidad del hinchamiento de los ovocitos con o sin AQP colocados en un medio hipotónico. El gráfico muestra que los ovocitos con AQP aumentan rápidamente de volumen al incorporar el agua, mientras que los que carecen de AQP no lo hacen. El cARN es el ácido ribonucleico complementario obtenido mediante procedimientos de ingeniería genética. En él reside el mensaje que permite que el ovocito sintetice AQP (Tomada de Capurro *et al.*, 2004).

Las acuaporinas resultaron pertenecer a un grupo evolutivamente muy primitivo de proteínas ampliamente distribuido en mamíferos, plantas, hongos, bacterias y prácticamente todos los demás seres vivos.

Estudios de la arquitectura funcional de las acuaporinas, permitió formular el siguiente modelo, según el cual la proteína estaría constituida por dos regiones repetidas, que se han conservado en el curso de la evolución, las que al plegarse sobre sí mismas establecen una zona muy estrecha que constituye el “poro” propiamente dicho. Este facilita el paso de agua a través del canal, pero no el de las sustancias disueltas en ella.

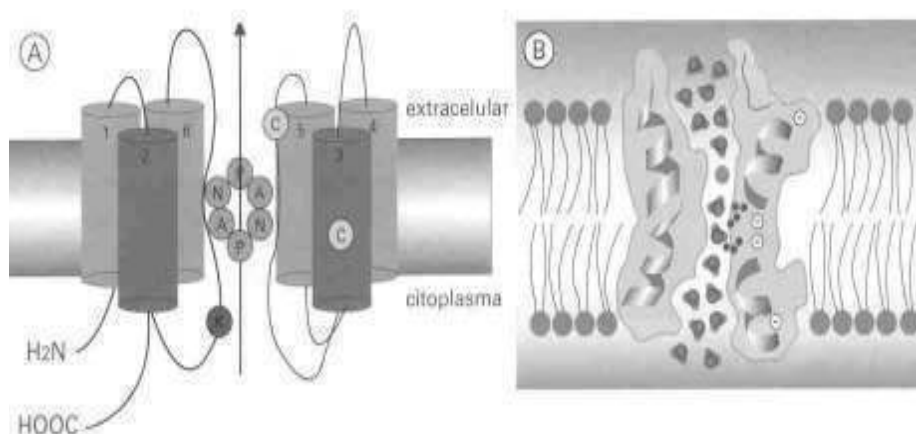


Figura 21. A) Modelo denominado “reloj de arena”. Se indica en la figura los residuos de aminoácidos de la acuaporina que participan directamente en su función. Estos son: dos grupos formados por la secuencia de los aminoácidos asparagina-prolina-alanina (NPA en el dibujo) que forman el

centro del poro, dos cisteínas (C en el dibujo) que tienen papel regulador y una lisina (K en el dibujo) que determinan la alta selectividad al agua del poro. B) Mecanismo de alta selectividad al agua de las acuaporinas. En el centro del poro existe un dipolo, esto es, un par de cargas eléctricas de la misma magnitud y signo opuesto que no se anulan entre sí por estar separadas espacialmente. El dipolo constituye una barrera que evita el paso de los iones H^+ . Las acuaporinas tampoco dejan pasar los iones más comunes en los medios biológicos tales como Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Cl^- , HCO_3^- .

Dado que la comprensión de la regulación del transporte de agua en las plantas puede proveer soluciones al manejo del estrés hídrico, el estudio de las acuaporinas resulta un poderoso conocimiento que provee una base molecular a los mecanismos de regulación del balance hídrico a nivel de la proteína propiamente dicha.

Se ha descrito también un mecanismo de cierre-apertura de las acuaporinas, en respuesta a cambios de pH del medio, por lo que las acuaporinas pueden considerarse sensores de los cambios de pH citoplasmático que actúan impidiendo el ingreso de agua a través de ellas en situaciones de estrés, como lo es la acidificación celular (como se produce por ejemplo durante las inundaciones que disminuyen la concentración de O_2 en el suelo).

9. Agradecimiento

Agradezco especialmente al Dr. Aníbal Disalvo, profesor titular de la Cátedra de Química General e Inorgánica de la Facultad de Farmacia y Bioquímica de la UBA, por su generoso aporte de tiempo para realizar una lectura crítica de este documento.

10. Bibliografía

- Almond, A. 2005. Towards understanding the interaction between oligosaccharides and water molecules. *Carbohydr. Res.* 340:907-920.
- Atici, Ö. & B. Nalbantoglu. 2003. Antifreeze proteins in higher plants. *Phytochemistry* 64:1187-1196.
- Atkins, P.W. 1995. *Concepts in physical chemistry*. Oxford University Press. 385 p.
- Ball, P. 2005. *Elegant solutions. ¿How does your garden grow?.* The Royal Society of Chemistry. RSC Publishing: 11-22.
- Bernache-Assollant, D. & M. Cournil. 1997. *Équilibres en solution*. Masson.
- Borgnia, M., S. Nielsen, A. Engel & P. Agre. 1999. Cellular and molecular biology of the aquaporin water channels. *Annu. Rev. Biochem.* 68:425-458.
- Cabodevila, J. & M. Teruel. 2001. Criopreservación de embriones bovinos En: *Biotechnología de la Reproducción*. G.A. Palma (ed). Ediciones INTA. pp. 160-162.
- Capurro, C., A. Amodeo, R. Dorr & M. Parisi. 2004. Las acuaporinas y los movimientos de agua en los seres vivos. *Ciencia Hoy* 14:40-47.
- Carlevaro, C.M. 2002. Tesis de doctorado. Instituto de Física de líquidos (IFLYSIV): Modelo microscópico de agua líquida: aproximación esférica media generalizada. Universidad Nacional de La Plata. Facultad de Ciencias Exactas. Departamento de Química. 85 p.

- Chaplin, M.F. 1999. A proposal for the structuring of water. *Biophys. Chem.* 83:211-221.
- Chaplin, M.F. 2001. Water: its importance to life. *Biochem. Mol. Biol. Educ.* 29:54-59.
- Davis, K.S. & J.A. Day. 1999. *Agua: espejo de la ciencia*. Eudeba. 215 p.
- Disalvo, A. 2004. *Química. general e inorgánica, un enfoque integrado*. 398 p.
- Disalvo, E.A., F. Lairion, F. Martín & H. Almaleck. 2004. Water in biological membranes at interfaces: does it play a functional role?. *J. Argent. Chem. Soc.* 92:1-22.
- Galagovsky, L.R. 2005. La enseñanza de la química pre-universitaria: ¿qué enseñar, cómo, cuánto, para quiénes?. Parte 2. *Industria & Química*. 351:56-63.
- Gallardo, S. 2004. Premio Nobel de Química 2003. *Industria & Química* 347:48-49.
- Grigera, J.R. 1976. *Introducción a la biofísica del agua*. Eudeba. 83 p.
- Grigera, J.R. 1987 La interacción hidrofóbica en sistemas de interés biológico. I. Conceptos generales. *Acta Farm. Bonaerense* 6:183-94.
- Hekneby, M., M.C. Antolín & M. Sanchez Díaz. 2006. Frost resistance and biochemical changes during cold acclimation in different annual legumes. *Environ. Exp. Bot.* 55: 305-314.
- <http://hispagua.cedex.es/documentacion/revistas/Ingcivil/2001/121/articulo1/articulo.html>.
- Lamanna, E.P. 1970. *Historia de la Filosofía I. El pensamiento antiguo*. Biblioteca Hachette de Filosofía. 410 p.
- Nobel, P.S. 1991. *Physicochemical and environmental plant physiology*. Academic Press, INC.
- Palma, G.A. 2001. *Biotecnología de la reproducción*. Ediciones INTA. 693 p.
- Pearce, R.S. 2001. Plant freezing and damage. *Ann. Bot.* 87:417-424.
- Pucci, A.E. 1989. *Notas del 1º Curso de química del agua y control de su contaminación, aguas residuales, cloacales e industriales*?. UNLPam.
- Qu, K., X. Xu & Z. Duan. 2006. Experimental study on behavior of initial frost crystal formation under lower water vapor pressures. *Int. Commun. Heat Mass* 33:819-826.
- Slatyer, R.O. 1967. *Plant-water relationships*. Academic Press. London, N.York. 367 p.
- Watson, J. 1968. *La doble hélice*. Salvat.

FLUJOS DE AGUA EN CÉLULAS VEGETALES

2

Edith Taleisnik

- 1. El potencial hídrico y sus componentes en sistemas confinados**
 - 1.1. Conductancia hidráulica en células vegetales*
- 2. ¿Qué limita el crecimiento celular?**
- 3. Vías para el pasaje del agua por los tejidos de una planta**
- 4. Participación de acuaporinas en el transporte transcelular de agua**
- 5. Influencia de factores ambientales sobre la conductancia hidráulica**
- 6. Bibliografía**

El agua es el componente mayoritario en las plantas, donde, según el tipo de tejido, puede representar entre un 60 y 90% del peso fresco. El agua cumple funciones de sostén, provee la presión hidrostática que impulsa el crecimiento, facilita el enfriamiento de las plantas, es el vehículo para el traslado axial de nutrientes por xilema y la distribución de fotoasimilados por floema, y obviamente, es el medio en el que se desarrollan las reacciones químicas.

El crecimiento en volumen requiere de la incorporación de agua (Boyer, 1987). Esto se puede ver nítidamente, analizando, por ejemplo, el crecimiento de frutos como el tomate (Coombe, 1976; Catala *et al.*, 2000) donde, con las divisiones celulares que proceden luego de la fertilización del óvulo, el fruto alcanza un tamaño aproximado al de una cabeza grande de alfiler. El incremento posterior en volumen, de unas 10 veces, es puramente expansión celular, sustentada por el ingreso de agua. Una hectárea de tomate produce, en promedio, en nuestro país, de 30 a 40 toneladas de frutos. Entre un 70 y 85% de esta producción es, simplemente, acumulación de agua, el resto del peso lo aporta la materia seca: hidratos de carbono, compuestos nitrogenados y demás moléculas orgánicas, y los minerales. El rendimiento en peso fresco, reflejo del crecimiento de los frutos, es entonces, en gran parte, el peso del agua acumulada.

Los tejidos en rápida expansión pueden incrementar entre un 3 a un 6% su contenido en agua cada hora. Las células de los meristemas apicales suelen incrementar su volumen 12 veces hasta alcanzar su tamaño final. El crecimiento de las plantas está sustentado por la acumulación de agua en las regiones de expansión celular, y es en estas regiones donde residen muchos de los mecanismos mediante los cuales los factores ambientales inciden en la productividad agrícola. Pero este aspecto no es el único que vincula los procesos celulares de adquisición de agua directamente con la productividad agrícola: la distribución de fotoasimilados por floema también depende de flujos hídricos (Taiz & Zieger, 2002).

En este capítulo se consideran los mecanismos de adquisición de agua por las células vegetales, presentando, en primer término una introducción a los factores que determinan la dirección de los flujos de agua, y la conductividad hidráulica, para analizar luego el papel de la presión hidrostática en el contexto del crecimiento celular. Luego se mencionan las vías de ingreso de agua a células y tejidos, la participación de acuaporinas en el transporte transcelular de agua, y la influencia de factores ambientales sobre el mismo.

1. El potencial hídrico y sus componentes en sistemas confinados

Para que el agua se mueva entre dos puntos de cualquier sistema, es necesario que exista una fuerza impulsora, que es provista por el gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_a$). La magnitud del potencial hídrico en cualquier sistema es proporcional a la actividad del agua, que disminuye por la presencia de solutos y agentes adsorbentes, cuyo valor conjunto es el del potencial osmótico (Ψ_o). En sistemas confinados por un límite relativamente rígido, como lo es la pared de las células vegetales, el agua genera presión hidrostática. El valor del potencial hídrico en tales sistemas resulta de la diferencia de estos vectores de signo opuesto, ya que la magnitud de la presión hidrostática (P : presión de turgencia), contrarresta parcialmente la merma en actividad del agua relacionada a solutos y agentes adsorbentes (Ψ_o). La relación que se establece entre los componentes osmótico e hidráulico del potencial hídrico de una célula se aprecian en las representaciones conocidas como diagrama de Höffler.

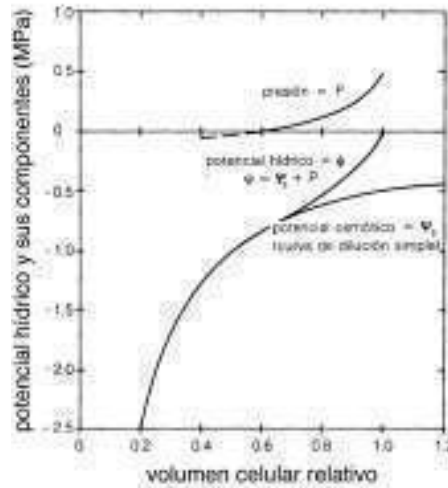


Figura 1. Diagrama de Höffler, indicando la relación entre los cambios en volumen celular y los valores del potencial hídrico, osmótico y de presión de turgencia (Adaptado de Salisbury & Ross, 1994).

En este diagrama la evolución del potencial osmótico corresponde al de una curva de dilución, basada en el comportamiento de soluciones diluidas.

$$\Psi_{o_1} V_1 = \Psi_{o_2} V_2$$

donde:

Ψ_o : representa el potencial osmótico antes (o_1) y después (o_2) de la dilución y
 V_1 y V_2 : los respectivos volúmenes celulares

Sobre este diagrama, basado en un sistema con una cantidad constante de solutos, pueden observarse que cambios en los componentes osmótico y de presión conducen a cambios en el potencial hídrico. Al adquirir solutos (por captación o síntesis), el potencial osmótico de la célula se hace más negativo, y el Ψ_a disminuye. Si se reduce la presión de turgencia, como ocurre cuando se ablandan las paredes celulares durante el crecimiento en extensión, el Ψ_a también disminuye. Ambas situaciones conducen, como consecuencia, a modificaciones en el gradiente de Ψ_a entre la célula y su entorno y de esa manera, a direccionar el flujo de agua en el sistema.

Los efectos de la adquisición/generación de solutos sobre el valor del potencial osmótico y, consecuentemente, el hídrico, y la movilización de agua hacia una célula se ilustra con especial claridad en las células oclusivas que forman el estoma. Dichas células cuentan con paredes más engrosadas hacia el poro del estoma. En las células oclusivas, la luz estimula (indirectamente) la captación de potasio, cuyo ingreso deriva en disminuciones del potencial osmótico e hídrico, y en un consecuente flujo de agua hacia la célula (Taiz & Zieger, 2002). Al incrementarse el volumen y la presión de turgencia, las células oclusivas, por las características de sus paredes celulares, adquieren forma arriñonada en las dicotiledóneas y el poro flanqueado por las mismas se agranda: el estoma se abre. La oscuridad ejerce el efecto contrario, las células pierden potasio, consecuentemente se incrementa su potencial osmótico, por ende el hídrico, y el agua fluye desde esas células hacia un entorno de potencial hídrico más bajo. Al perder agua las células oclusivas, cambian su forma y el estoma se cierra.

El componente hidráulico está relacionado con las características de rigidez de las paredes celulares (Ray, 1987). La forma de la curva de la presión hidrostática depende de la rigidez de las paredes celulares. En células de paredes rígidas, la caída de la turgencia en función de variaciones en volumen celular es más pronunciada que en células de paredes más flexibles. En ese caso, con menores cambios de volumen celular se producen cambios de mayor magnitud en turgencia y en potencial hídrico. La pendiente de la curva de la turgencia no es constante en función del volumen celular, porque en condiciones de baja presión hidrostática las paredes ceden con facilidad, mientras que su resistencia aumenta al incrementarse la presión. La dinámica del aflojamiento y la rigidización de paredes ha sido tratada exhaustivamente en revisiones recientes (Cosgrove, 1999), y la influencia de factores de estrés sobre estos aspectos ha sido objeto recurrente de investigación (Degenhardt, 2000; Sharp *et al.*, 2004).

1.1. Conductancia hidráulica en células vegetales

El marco teórico que incluye conceptos y terminología referidos al transporte de agua, ha sido tratado en profundidad en las revisiones de Steudle (Steudle, 1989; 1992; 1995; 1997; Steudle & Peterson, 1998), y otras referencias pertinentes se pueden consultar en Moreshet *et al.* (1996) y Oertli (1996). Sucintamente, existen dos tipos de flujos de fluidos y sus combinaciones: de difusión y de convección. El primero se refiere al movimiento relativo de unos elementos con respecto a otros, producto del movimiento térmico de las partículas individuales y cuya dirección neta es la del gradiente de concentración. El segundo es el movimiento conjunto de todos los componentes de un sistema siguiendo la dirección de un gradiente de presión, y a este concepto se ajusta el flujo de las soluciones en xilema y floema.

El flujo de agua (J_v , $\text{m}^3 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) puede ser descrito por la siguiente ecuación:

$$J_v = L_p (\Delta P - \sigma \Delta \Psi_o)$$

donde:

L_p : conductividad hidráulica ($\text{m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)

σ : coeficiente de reflexión

ΔP y $\Delta \Psi_o$: diferencias de presión hidrostática y potencial osmótico, respectivamente, entre los puntos que originan el flujo

La conductividad hidráulica tiene en cuenta la superficie a través de la cual ocurre el flujo ($\text{m}^3/\text{m}^2 = \text{m}$). Un concepto asociado, el de conductancia hidráulica ($\text{m}^3 \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) no tiene en cuenta tal superficie, y es simplemente la pendiente de la curva de flujo en función del potencial hídrico.

El coeficiente de reflexión indica la eficiencia relativa que tiene el gradiente de potencial osmótico con respecto al de presión hidrostática para movilizar el flujo de agua. Este coeficiente varía entre 1 y cero, pero puede ser negativo (-1). Con un valor de 1, ambos gradientes tienen la misma fuerza, tal como ocurre con membranas perfectamente semipermeables como lo son el tonoplasto y el plasmalema. El apoplasto es permeable a los solutos, con un coeficiente de reflexión cercano a cero, lo que indica que el gradiente osmótico no tiene incidencia como fuerza movilizadora de agua, tal como ocurre en paredes celulares, en el xilema y en el suelo.

El flujo de agua hacia una célula en crecimiento se define por los siguientes términos:

$$Q = K (\Delta\Psi_s - P) \text{ (Ray, 1987)}$$

donde:

Q: tasa de ingreso de agua y

K: conductancia hidráulica de la membrana

Si la célula no crece, Q es cero y $\Delta\Psi_o = P$. Si la célula crece, la extensión irreversible es equivalente a:

$$E = \phi (P - Y) \quad (\text{para } P > Y, \text{ ya que si } P < Y, \text{ la } E \text{ es cero})$$

P es la presión de turgencia y Y es la mínima presión necesaria para que haya expansión celular (presión umbral). ϕ es un coeficiente de extensibilidad que indica la velocidad de extensión de la pared por unidad de incremento de P por encima de Y. Esa expresión se conoce generalmente como ecuación de Lockhart. Numerosas evidencias han confirmado que la presión de turgencia por encima de la presión umbral es la que impulsa el crecimiento celular, al inducir la extensión irreversible de la pared celular (Boyer, 1987; Neumann *et al.*, 1988) (ver más adelante).

En condiciones de crecimiento, estas dos últimas expresiones deben ser equivalentes y la tasa de crecimiento o expansión celular puede ser representada como

$$Q = E = \phi K (\Delta\Pi - Y) / (\phi + K)$$

Esta ecuación pone de relieve que el crecimiento puede estar limitado por la conductancia hidráulica, la adquisición y uso de solutos y por las propiedades de las paredes celulares (que determinarán P y Y) (Lu & Neumann, 1999), según sean los valores de ϕ y K. La ecuación también indica que, independientemente de la naturaleza del factor limitante, el crecimiento está condicionado por $\Delta\Pi$. Dado que el incremento de volumen producto del ingreso de agua, tiende a disminuir la concentración de solutos, el crecimiento celular sustentable también se basa en el mantenimiento de $\Delta\Pi$ por incorporación o síntesis de solutos.

2. ¿Qué limita el crecimiento celular?

Las zonas en expansión de raíces, de las láminas foliares de monocotiledóneas y las zonas de elongación de hipocótilos de dicotiledóneas (ubicadas en el gancho plumular) se prestan para el estudio de estos factores, ya que, allí, la distribución del crecimiento puede ser descripta en forma precisa. Por ejemplo, la distribución de tasas de elongación en la base de láminas foliares de monocotiledóneas tiene una forma campanular, indicando regiones de crecimiento acelerado y desacelerado (Rodríguez *et al.*, 2002). Se observa que el crecimiento está restringido a unos 4-5 cm a partir de la base de la lámina. Las tasas de deposición de agua en esa zona guardan relación con la distribución de las tasas de crecimiento (Neves-Piestun & Bernstein, 2005), y ambos parámetros son

afectados negativamente por condiciones de estrés ambiental, como la salinidad. En puntas de raíces, la distribución de crecimiento también tiene forma campanular, aunque la longitud de la zona de expansión es mucho menor (ca. 1 cm) que en láminas foliares (Sharp *et al.*, 1988; Walter *et al.*, 2003). Una de las preguntas que centraron la atención de los investigadores es si la distribución de tasas de crecimiento responde a variaciones en turgencia a lo largo de la zona en expansión. Evidencias surgidas de esos trabajos han señalado que la turgencia es aproximadamente constante a lo largo de la zona en expansión (Pritchard, 1994) y por lo tanto no explica la distribución de tasas de crecimiento. Valores constantes de presión de turgencia a lo largo de la zona de elongación han sido observados reiteradamente, tanto en raíces (Pritchard & Tomos, 1993) como en hojas de monocotiledónea (Fricke *et al.*, 1997). Sin embargo, otras mediciones, efectuadas en células epidérmicas de la zona de elongación de hojas de maíz mostraron variaciones en los valores de la presión de turgencia dentro de la zona, en coincidencia general con la distribución de tasas de crecimiento allí (Bouchabké *et al.*, 2006).

La falta de asociación verificada inicialmente entre la turgencia y la distribución de las tasas de crecimiento llevó a sugerir que esta última respondía a diferencias en la capacidad de extensión de las paredes celulares, hipótesis que fue verificada en diversos sistemas en expansión, tales como hipocótilos de pepino (McQueen-Mason, 1995). Si bien las variaciones en capacidad de extensión de paredes celulares coinciden con la distribución de tasas de crecimiento, es evidente que se requiere de una presión hidrostática superior a un umbral para impulsar la expansión celular, que está brindada por la adquisición de agua. ¿Qué sustenta, entonces, la distribución de tasas de deposición de agua? La distribución de metabolitos no guarda relación con la distribución espacial de tasas de elongación en raíces (Walter *et al.*, 2003) ni en hojas (Walter & Schurr, 2005). Se ha visto, sin embargo, que es la distribución de tasas de deposición de nutrientes la que guarda similitud con la de tasas de elongación (Walter *et al.*, 2003). En hojas de plantas salinizadas se ha sugerido que la principal limitante a la elongación es la capacidad de captación de solutos por las células (Fricke & Peters, 2002), tales solutos generan las diferencias de potencial hídrico necesarias para impulsar el ingreso de agua. ¿Cuáles son, luego, las vías de ingreso del agua a la célula en respuesta los gradientes de potencial hídrico?.

3. Vías para el pasaje del agua por los tejidos de una planta

En los tejidos, el agua fluye por tres caminos posibles: a través del apoplasto, a través del simplasto, pasando a través de plasmodesmos, sin atravesar membranas, o bien, en lo que se ha llamado vía transcelular, en que el agua pasa por simplasto atravesando plasmalema y tonoplasto. Las dos últimas vías implican captación y pasaje de agua por las células (Steudle, 1997) y no se han podido separar experimentalmente por lo que se habla de un camino "transcelular". Por esto se considera que en los tejidos, en esencia, el flujo del agua opera a través de dos componentes en paralelo: apoplástico y simplástico, que se suman en la determinación de la conductancia hidráulica tisular. En el pasaje transcelular, se considera que las membranas plasmáticas oponen la principal resistencia al flujo (Chaumont *et al.*, 2005).

4. Participación de acuaporinas en el transporte transcelular de agua

El pasaje transmembranal de agua opera por difusión a través de la bicapa lipídica y por canales proteicos denominados acuaporinas. Si bien se ha argumentado que las membranas lipídicas son muy permeables al agua, sugiriéndose que soportarían los flujos de agua calculados (Hill *et al.*, 2004), se ha mostrado, sin embargo, que no soportan los flujos de agua predichos. La participación de canales de agua (acuaporinas) en la permeabilidad de membranas al agua surgió de trabajos que

mostraron que sales de mercurio, inhibitorias para la actividad de acuaporinas, reducían la conductancia hidráulica (ver revisión de Chaumont *et al.*, 2005). Pruebas adicionales acerca del rol de las acuaporinas en el transporte de agua fueron aportadas por la expresión ectópica de genes para acuaporinas en oocitos de *Xenopus*, y por la atenuación o la sobreexpresión de este tipo de genes en sistemas vegetales (Chaumont *et al.*, 2005). El premio Nobel de Química 2003 fue compartido por Roderick MacKinnon por sus trabajos sobre canales iónicos y Peter Agre, descubridor de las acuaporinas. En su conferencia Nobel, el Dr Agre hizo mención a quienes, por métodos biofísicos, habían predicho la existencia de canales de agua en membranas, entre ellos, el Dr Mario Parisi de la Argentina.

Las acuaporinas son proteínas intrínsecas de las membranas (Membrane Intrinsic Proteins, MIPs) que constan de seis dominios transmembranales, con los extremos N y C terminales hacia el citosol. En plantas se han dividido en cuatro subfamilias, las de membrana plasmática (MIPs), las de tonoplasto (TIPs), las similares a la nodulina 26 (NIPs) y otro grupo de proteínas básicas pequeñas (SIPs). Generalmente se presentan en tetrámeros, donde cada monómero es un poro independiente. La multiplicidad de isoformas de las acuaporinas y de su ubicación tisular ha llevado a sugerir que contribuyen a determinar las propiedades hidráulicas de los tejidos a lo largo del desarrollo de la planta (Maurel & Chrispeels, 2001). Se expresan abundantemente en raíces, donde median la incorporación de agua desde el sustrato (North *et al.*, 2004). En hojas, estas proteínas contribuyen a la descarga de la solución del xilema y a determinar el camino del flujo transpiratorio. Las acuaporinas de tonoplasto median el intercambio de agua entre citosol y vacuola y se ha sugerido que juegan un papel importante en la osmorregulación (Tyerman *et al.*, 2002). Evidencias recientes sugieren que las acuaporinas pueden transportar además de agua, pequeños solutos eléctricamente neutros, tales como amonio, glicerol e incluso CO₂ (Uehlein *et al.*, 2003; Hanba *et al.*, 2004), seguramente participando en la reducción de la resistencia interna al movimiento de CO₂.

La regulación de la actividad de acuaporinas en membranas celulares implica mecanismos diversos: alteración en la expresión génica en función del tipo de célula, la etapa del desarrollo, y condiciones ambientales, localización celular, etc. Además, la regulación del tráfico de estas proteínas, y su isomerización también afectaría la permeabilidad de membranas. Los cambios conformacionales que conducen a la apertura o cierre de estos poros se denominan "gating", (relacionado con el concepto de apertura). Los rápidos cambios en apertura de los canales permiten la adecuada sintonización de la conductancia hidráulica a los requerimientos de condiciones ambientales cambiantes (Chaumont *et al.*, 2005). Diversos factores afectan la apertura de estos canales (Luu & Maurel, 2005), el estado de fosforilación y la heteromerización de las proteínas del canal, el pH, la disponibilidad de Ca⁺² (Alleva *et al.*, 2006), presión hidrostática, gradientes de solutos, temperatura, y, más recientemente, las especies activas de oxígeno (Henzler *et al.*, 2004; Aroca *et al.*, 2005). La proteína acuaporina tiene varios sitios de fosforilación, en serinas del extremo N terminal (Ser7 y Ser23), y en los lazos transmembranales (Ser99, Ser 115, Ser274, etc.). En pétalos que se mueven en respuesta a temperatura, los movimientos dependen de flujos de agua, y la fosforilación/desfosforilación de acuaporinas correlacionó con los cambios en el transporte de agua. Estos eventos pueden ser catalizados por quinasas dependientes de Ca²⁺ y fosfatasa (Azad *et al.*, 2004). Aspectos mecánicos contribuyen también al cierre de los canales y podrían explicar la sensibilidad a cambios de turgencia (Wan *et al.*, 2004).

La participación de acuaporinas en el traslado de agua se ha investigado en muchos y diversos sistemas vegetales en crecimiento. Por ejemplo, durante la germinación de granos de polen, se produce un rápido traslado de agua, nutrientes y pequeñas moléculas desde el estigma hacia el grano (Wheeler *et al.*, 2001). El descubrimiento de la expresión de acuaporinas en los estigmas llevó a plantear modelos en los que las acuaporinas estaban involucradas en la regulación del flujo rápido de agua hacia los granos en germinación (Dixit *et al.*, 2001). Sin embargo, dada la alta redundancia de los genes para acuaporinas en el genoma de *Arabidopsis*, no se ha podido asignar unívocamente una función en la germinación de los granos de polen a tales genes (Sanchez *et al.*, 2004).

5. Influencia de factores ambientales sobre la conductancia hidráulica

Existe disminución en conductancia hidráulica en asociación con condiciones de estrés ambiental resultante de deficiencias minerales (Clarkson *et al.*, 2000), hídricas (North & Nobel, 1991) y salinas (Ortega & Taleisnik, 2003; Peyrano *et al.*, 1997), que han sido descritas exhaustivamente y se han asociado a alteraciones morfológicas (Cruz *et al.*, 1992) y fisiológicas diversas.

La disminución de la conductancia hidráulica por exposición a la salinidad en raíces de tomate pudo ser solamente parcialmente revertida por tratamientos con mercaptoetanol, reactivo que protege la actividad de las acuaporinas (Peyrano *et al.*, 1997). En *Arabidopsis*, recientemente se ha demostrado que la exposición de raíces a estrés salino induce cambios en la expresión de acuaporinas a diversos niveles (Boursiac *et al.*, 2005), y que éstos contribuyen a la observada disminución en conductancia hidráulica en condiciones de salinidad. Estos cambios implican tanto disminución en la transcripción de genes mayoritarios para estos canales, así como relocalización subcelular de acuaporinas tanto de membrana plasmática como de tonoplasto. Los experimentos de Vera-Estrella *et al.* (2004) muestran que la relocalización intracelular de acuaporinas (de tonoplasto a vesículas membranales) juega un papel importante en las respuestas a estrés osmótico. Por otra parte, en pimiento se ha informado que el déficit de Ca^{+2} asociado a condiciones salinas influencia la funcionalidad de las acuaporinas (Cabanero *et al.*, 2006).

La relación entre nivel de expresión de acuaporinas y la regulación del transporte de agua ha sido objeto de una exhaustiva revisión (Maurel *et al.*, 2003). Se han observado coincidencias entre alteraciones en la expresión de genes para acuaporinas y fluctuaciones en conductancia hidráulica (Lopez *et al.*, 2003), ocasionadas por diversos factores ambientales tales como bajas temperaturas, sequía, salinidad, ritmos diarios de intensidad de luz (Henzler *et al.*, 1999), y restricciones nutricionales. Por ejemplo, se ha informado de cambios paralelos en abundancia de transcritos, presencia de proteína acuaporina y cambios en conductancia hidráulica en nogales durante ciclos de congelamiento y descongelamiento asociados a embolias xilemáticas (Sakr *et al.*, 2003) y se ha sugerido que las acuaporinas juegan un papel en la reversión de las embolias al contribuir a movilizar agua de los tejidos circundantes. Sin embargo, no siempre existe correlación entre los niveles de transcritos y de proteína acuaporina (Maurel *et al.*, 2003).

En resumen, los diversos mecanismos que contribuyen a controlar la conductancia hidráulica de membranas no operan individualmente ni en forma excluyente. Sigue siendo un desafío para los investigadores recabar información acerca de las maneras que las plantas responden a situaciones de estrés integrando los diversos mecanismos en el tiempo y el espacio, de modo de ajustar las características del transporte de agua y solutos a través de sus membranas. La manipulación genética de las funciones de acuaporinas, y el estudio de plantas transgénicas con expresión de acuaporinas desreguladas seguramente aportará información necesaria a este tema (Luu & Maurel, 2005).

6. Bibliografía

- Alleva, K., C.M. Niemietz, M. Sutka, C. Maurel, M. Parisi, S.D. Tyerman & G. Amodeo. 2006. Plasma membrane of *Beta vulgaris* storage root shows high water channel activity regulated by cytoplasmic pH and a dual range of calcium concentrations. *J. Exp. Bot.* 57:609-621.
- Aroca, R., G. Amodeo, S. Fernandez-Illescas, E.M. Herman, F. Chaumont & M.J. Chrispeels. 2005. The role of aquaporins and membrane damage in chilling and hydrogen peroxide induced changes in the hydraulic conductance of maize roots. *Plant Physiol.* 137:341-353.

- Azad, A.K., Y. Sawa, T. Ishikawa & H. Shibata. 2004. Phosphorylation of plasma membrane aquaporin regulates temperature-dependent opening of tulip petals. *Plant Cell Physiol.* 45:608-617.
- Bouchakbé, O., F. Tardieu & T. Simmoneau. 2006. Leaf growth and turgor in growing cells of maize (*Zea mays L.*) respond to evaporative demand under moderate irrigation but not in water-saturated soil. *Plant Cell Environ.* 29:1138-1148.
- Boursiac, Y., S. Chen, D.-T. Luu, M. Sorieul, N. van den Dries & C. Maurel. 2005. Early effects of salinity on water transport in *Arabidopsis* roots. Molecular and cellular features of aquaporin expression. *Plant Physiol.* 139:790-805.
- Boyer, J. 1987. Hydraulics, wall extensibility and wall proteins. *In: Physiology of cell expansion during plant growth.* D. Cosgrove & D. Knievel (eds). American Society of Plant Physiologists, Rockville, Md. pp. 109-121.
- Cabanero, F.J., M.C. Martinez-Ballesta, J.A. Teruel & M. Carvajal. 2006. New evidence about the relationship between water channel activity and calcium in salinity-stressed pepper plants. *Plant Cell Physiol.* 47:224-233.
- Catala, C., J.K.C. Rose & A.B. Bennett. 2000. Auxin-regulated genes encoding cell wall-modifying proteins are expressed during early tomato fruit growth. *Plant Physiol.* 122:527-534.
- Chaumont, F., M. Moshelion & M.J. Daniels. 2005. Regulation of plant aquaporin activity. *Biol Cell.* 97:749-764.
- Clarkson, D.T., M. Carvajal, T. Henzler, R.N. Waterhouse, A.J. Smyth, D.T. Cooke & E. Steudle. 2000. Root hydraulic conductance: Diurnal aquaporin expression and the effects of nutrient stress. *J. Exp. Bot.* 51:61-70.
- Coombe, B. 1976. The development of fleshy fruits. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 27:507-528.
- Cosgrove, D.J. 1999. Enzymes and other agents that enhance cell wall extensibility. *Ann. Rev. Plant Phys. Plant Mol. Biol.* 50:391-417.
- Cruz, R.T., W.R. Jordan & M.C. Drew. 1992. Structural changes and associated reduction of hydraulic conductance in roots of *Sorghum bicolor* following exposure to water deficit. *Plant Physiol.* 99:203-212.
- Degenhardt, B. & H. Gimmler. 2000. Cell wall adaptations to multiple environmental stresses in maize roots. *J. Exp. Bot.* 51:595-603.
- Dixit, R., C. Rizzo, M. Nasrallah & J. Nasrallah. 2001. The brassica mip-mod gene encodes a functional water channel that is expressed in the stigma epidermis. *Plant Mol. Biol.* 45:51-62.
- Fricke, W., L. McDonald & A. Mattson-Djos. 1997. Why do leaves and leaf cells of n-limited barley elongate at reduced rates? *Planta* 202:522-530.
- Fricke, W. & W.S. Peters. 2002. The biophysics of leaf growth in salt-stressed barley. A study at the cell level. *Plant Physiol.* 129:374-388.
- Hanba, Y.T., M. Shibusaka, Y. Hayashi, T. Hayakawa, K. Kasamo, I. Terashima & M. Katsuhara. 2004. Overexpression of the barley aquaporin HVIP2;1 increases internal CO₂ conductance and CO₂ assimilation in the leaves of transgenic rice plants. *Plant Cell Physiol.* 45:521-529.
- Henzler, T., R.N. Waterhouse, A.J. Smyth, M. Carvajal, D.T. Cooke, A.R. Schäffner, E. Steudle & D.T. Clarkson. 1999. Diurnal variations in hydraulic conductivity and root pressure can be correlated with the expression of putative aquaporins in the roots of *Lotus japonicus*. *Planta* 210:50-60.

- Henzler, T., Q. Ye & E. Steudle. 2004. Oxidative gating of water channels (aquaporins) in *Chara* by hydroxyl radicals. *Plant Cell Environ.* 27:1184-1195.
- Hill, A.E., B. Shachar-Hill & Y. Shachar-Hill. 2004. What are aquaporins for? *J. Membrane Biol.* 197:1-32.
- Lopez, F., A. Bousser, I. Sissoeff, M. Gaspar, B. Lachaise, J. Hoarau & A. Mahe. 2003. Diurnal regulation of water transport and aquaporin gene expression in maize roots: Contribution of PIP2 proteins. *Plant Cell Physiol.* 44:1384-1395.
- Lu, Z. & P. Neumann. 1999. Low cell-wall extensibility can limit maximum leaf growth rates in rice. *Crop. Sci.* 39:126-130.
- Luu, D.-T. & C. Maurel. 2005. Aquaporins in a challenging environment: Molecular gears for adjusting plant water status. *Plant Cell Environ.* 28:85-96.
- Maurel, C. & M.J. Chrispeels. 2001. Aquaporins. A molecular entry into plant water relations. *Plant Physiol.* 125:135-138.
- Maurel, C., H. Javot, V. Lauvergeat, P. Gerbeau, C. Tournaire, V. Santoni & J. Heyes. 2003. Molecular physiology of aquaporins in plants. *Int. Rev. Cytol.* 215:105-148.
- McQueen-Mason, S.J. 1995. Expansins and cell wall expansion. *J. Exp. Bot.* 46:1639-1650.
- Moreshet, S., B. Huang & M. Huck. 1996. Water permeability of roots. *In: Plant roots: The hidden half.* Y. Waisel, A. Eshel & U. Kafkafi (eds). Marcel Dekker Inc., New York. pp. 659-678.
- Neumann, P.M., E. Van Volkenburgh & R.E. Cleland. 1988. Salinity stress inhibits bean leaf expansion by reducing turgor, not wall extensibility. *Plant Physiol.* 88:233-237.
- Neves-Piestun, B. & N. Bernstein. 2005. Salinity-induced changes in the nutritional status of expanding cells may impact leaf growth inhibition in maize. *Funct. Plant Biol.* 32:141-152.
- North, G.B., P. Martre & P.S. Nobel. 2004. Aquaporins account for variations in hydraulic conductance for metabolically active root regions of *Agave deserti* in wet, dry, and rewetted soil. *Plant Cell Environ.* 27:219-228.
- North, G. B. & P.S. Nobel. 1991. Changes in hydraulic conductivity and anatomy caused by drying and rewetting roots of *Agave deserti* (Agavaceae). *Am. J. Bot.* 78:906-915.
- Oertli, J. 1996. Transport of water in the rhizosphere and in roots. *In: Plant roots: The hidden half.* Y. Waisel, A. Eshel & U. Kafkafi (eds). Marcel Dekker Inc. New York. pp. 607-633
- Ortega, L. & E. Taleisnik. 2003. Elongation growth in leaf blades of *Chloris gayana* under saline conditions. *J. Plant Physiol.* 167:517-522.
- Peyrano, G., E. Taleisnik, M. Quiroga, S. Forchetti & H. Tigier. 1997. Salinity effects on hydraulic conductance, lignin content and peroxidase activity in tomato roots. *Plant Physiol. Biochem.* 35:387-393.
- Pritchard, J. & A.D. Tomos. 1993. Correlating biophysical and biochemical control of root cell expansion. *In: Water deficits: Plant responses from cell to community.* J.A.C. Smith & H. Griffiths (eds). BIOS Scientific Publishers Limited. Oxford, UK.
- Pritchard, J. 1994. The control of cell expansion in roots. *New Phytol.* 127:3-26.
- Ray, P.M. 1987. Principles of plant cell expansion. *In: Physiology of cell expansion during plant growth.* D. Cosgrove & D. Kniewel (eds). American Society of Plant Physiologists: Bethesda. pp. 1-27.

- Rodríguez, A., K. Grunberg & E. Taleisnik. 2002. Reactive oxygen species in the elongation zone of maize leaves are necessary for leaf extension. *Plant Physiol.* 129:1627-1632.
- Sakr, S., G. Alves, R. Morillon, K. Maurel, M. Decourteix, A. Guilliot, P. Fleurat-Lessard, J.-L. Julien & M.J. Chrispeels. 2003. Plasma membrane aquaporins are involved in winter embolism recovery in walnut tree. *Plant Physiol.* 133:630-641.
- Salisbury, F. & C. Ross. 1994. *Fisiología Vegetal*. Grupo Editorial Iberoamérica: México DF. 759 p.
- Sanchez, A.M., M. Bosch, M. Bots, J. Nieuwland, R. Feron & C. Mariani. 2004. Pistil factors controlling pollination. *Plant Cell* 16:98-106.
- Sharp, R.E., V. Poroyko, L.G. Hejlek, W.G. Spollen, G.K. Springer, H.J. Bohnert & H.T. Nguyen. 2004. Root growth maintenance during water deficits: Physiology to functional genomics. *J. Exp. Bot.* 55:2343-2351.
- Sharp, R.E., W.K. Silk & T.C. Hsiao. 1988. Growth of the maize primary root at low water potentials. I. Spatial distribution of expansive growth. *Plant Physiol.* 87:50-57.
- Shimazaki, Y., T. Ookawa & T. Hirasawa. 2005. The root tip and accelerating region suppress elongation of the decelerating region without any effects on cell turgor in primary roots of maize under water stress. *Plant Physiol.* 139:458-465.
- Steudle, E. 1989. Water transport in roots. *In: Structural and functional aspects of transport in roots*. I. Laughman, O. Gaspariková & J. Kolek (eds). Kluwer Academic Publishers, Nitra, Czechoslovakia. pp. 139-145.
- Steudle, E. 1992. The biophysics of plant water: Compartmentation, coupling with metabolic processes, and flow of water in plant roots. *In: Water and life: Comparative analysis of water relationships at the organismic, cellular and molecular levels*. G. Somero, C.B. Osmond & C.L. Bolis (eds). Springer-Verlag, Heidelberg. pp. 173-204.
- Steudle, E. 1995. Water transport across roots. *Plant Soil* 167:79-90.
- Steudle, E. 1997. Water transport across plant tissue: Role of water channels. *Biology Cell* 89:259-273.
- Steudle, E. & C.A. Peterson. 1998. How does water get through roots?. *J. Exp. Bot.* 49:775-788.
- Taiz, L. & E. Zieger. 2002. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. 792 p.
- Termaat, A., J. Passioura & R. Munns. 1985. Shoot turgor does not limit shoot growth of nacl-affected wheat and barley. *Plant Physiol.* 77:869-872.
- Tyerman, S.D., C.M. Niemietz & H. Bramley. 2002. Plant aquaporins: Multifunctional water and solute channels with expanding roles. *Plant, Cell Environ.* 25:173-194.
- Uehlein, N., C. Lovisolo, F. Siefritz & R. Kaldenhoff. 2003. The tobacco aquaporin ntaqp1 is a membrane co2 pore with physiological functions. *Nature* 425:734-737.
- Vera-Estrella, R., B.J. Barkla, H.J. Bohnert & O. Pantoja. 2004. Novel regulation of aquaporins during osmotic stress. *Plant Physiol.* 135:2318-2329.
- Walter, A., R. Feil & U. Schurr. 2003. Expansion dynamics, metabolite composition and substance transfer of the primary root growth zone of *zea mays* l. Grown in different external nutrient availabilities. *Plant, Cell Environ.* 26:1451-1466.

- Walter, A. & U. Schurr. 2005. Dynamics of leaf and root growth: Endogenous control versus environmental impact. *Ann. Bot.* 95:891-900.
- Wan, X., E. Steudle & W. Hartung. 2004. Gating of water channels (aquaporins) in cortical cells of young corn roots by mechanical stimuli (pressure pulses): Effects of aba and of hgcl2. *J. Exp. Bot.* 55:411-422.
- Wheeler, M.J., V.E. Franklin-Tong & F.C.H. Franklin. 2001. The molecular and genetic basis of pollen-pistil interactions. *New Phytol.* 151:565-584.

Daniel E. Buschiazzo, Silvia B. Aimar & Alberto R. Quiroga

1. Formas de retención del agua del suelo
2. Intensidad de la retención del agua en el suelo
3. Movimiento del agua en el suelo
4. Movimiento en forma de vapor de agua
5. El agua en suelos de la Región Semiárida Pampeana Central Argentina (RSPC)
6. Bibliografía

El contenido de agua del planeta se estima en más de 1.300 trillones de litros, la mayor parte de la cual, un 98%, se encuentra en los océanos. El resto se encuentra en los casquetes polares (un 2%), los acuíferos, que representan la principal reserva de agua potable para el hombre (un 0.6%), y los espejos de agua continentales como lagos y lagunas (0.01%). La humedad del suelo acumula el 0.005%, la atmósfera el 0.001% y los ríos sólo un 0.0001% del total. Estas cantidades han estado circulando desde hace aproximadamente 65 millones de años y son las que han originando y conservado la vida en la tierra desde entonces (MGAR, 2007). Estas cifras muestran la importancia relativa de las reservas de agua del suelo como fuente de este recurso vital.

El suelo está compuesto por una diversidad de sustancias orgánicas e inorgánicas, fundamentalmente diferentes tipos de materia orgánica y minerales, que representan su fase sólida. El ordenamiento espacial y la relación entre estos compuestos determinan la proporción relativa de la fase porosa del suelo, responsable de retener y/o conducir el agua del suelo.

El estado más común del agua del suelo es el líquido. Solamente bajo determinadas condiciones puede encontrarse en el suelo en estado de vapor o sólido, y en forma simultánea en las tres fases. El agua del suelo es un factor ecológico del complejo suelo-planta, liberador de la sustancia acuosa para las plantas, transportador de los elementos nutrientes solubilizados y factor pedológico del desarrollo del suelo. Es, por ejemplo, el factor que regula los procesos de la formación del suelo como la meteorización, el enriquecimiento de humus y la lixiviación o transporte de sustancias.

El agua del suelo proviene principalmente de la atmósfera en forma de precipitaciones como lluvia o nieve (Fig. 1). La cantidad e intensidad de las precipitaciones determinan la proporción de agua que penetra en el suelo. Algunos factores que pueden controlar la cantidad de agua que ingresa al suelo son la pendiente del terreno, que provoca escurrimiento superficial y subterráneo, la intercepción por parte del follaje de las plantas y la evaporación, que libera agua directamente hacia la atmósfera. El agua retenida por el suelo también puede perderse a la atmósfera por transpiración de las plantas o por evaporación desde la superficie del suelo.

El agua que penetra en el suelo permanece retenida en los poros, los que regulan los movimientos de descenso por infiltración, eventualmente hasta la capa freática, o de translocación subsuperficial. También puede movilizarse en forma ascendente por movimiento capilar, por el cual el agua se traslada desde estratos subsuperficiales hacia los superficiales.

El agua de lluvia posee bajos contenidos de sales disueltas. Al ingresar al suelo infiltra y puede producir fenómenos de disolución, hidrólisis y/o precipitación de las sales que contiene. Por ejemplo, el CO_2 atmosférico induce la formación de ácido carbónico [$\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} = \text{H}_2\text{CO}_3$] que a su vez puede solubilizar carbonatos [$\text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{CO}_3 = \text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^-$]. En épocas secas se puede producir el fenómeno inverso, y las aguas contenidas en los acuíferos pueden subir por capilaridad o por gradiente de humedad hasta la superficie, donde se produce su desecación y la precipitación de las sales sobre la superficie del suelo. Este proceso puede tener consecuencias desastrosas cuando interviene la mano del hombre, por ejemplo con irrigación de suelos en zonas áridas-semiáridas, con consecuencias de salinización extrema.

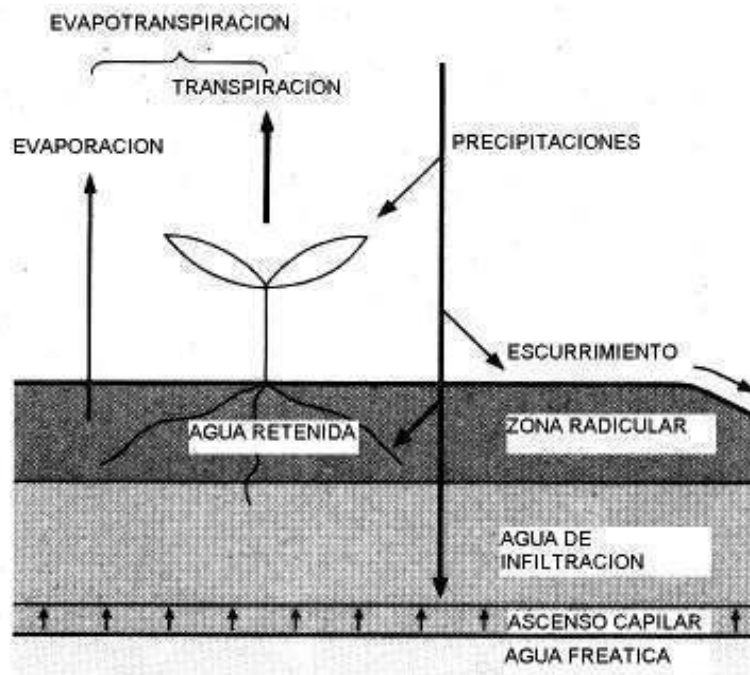


Figura 1. Ciclo del agua en el suelo.

1. Formas de retención del agua del suelo

La retención de agua en el suelo es producida por las fuerzas electrostáticas de las superficies de las sustancias sólidas del suelo que atraen a la molécula de agua, debido a su carácter bipolar (Fig. 2).

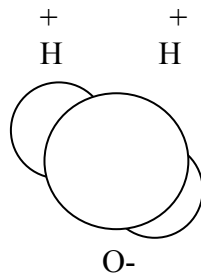


Figura 2. Representación esquemática de una molécula de agua y de su carácter bipolar.

El agua retenida por el suelo se puede clasificar en dos grandes grupos: el agua de adsorción y el agua capilar. El agua de adsorción es aquella retenida sobre la superficie de las partículas sólidas del suelo. La atracción de las moléculas de agua se producen en distancias cortas por efecto de fuerzas de van der Waals o puentes hidrógeno y en distancias algo mayores por efecto de contraiones o cargas eléctricas presentes en el medio.

Aun cuando el suelo esté “seco” existe agua de adsorción que es retenida a tensiones de succión extremadamente elevadas que pueden superar los 600 MPa. Este agua se denomina agua higroscópica y corresponde al agua retenida por las fracciones porosas más finas del suelo, de diámetros menores a 0.2 μm .

Cuando se produce un gradiente de humedad, ya sea por estar el agua edáfica en contacto con la atmósfera o con una zona del suelo más seca, se desencadena un movimiento del agua a través de los poros más finos que se denomina movimiento capilar del agua y define al agua capilar. La magnitud de este movimiento del agua se incrementa a medida que el diámetro de los poros disminuye. El agua capilar se caracteriza por la formación de meniscos que aparecen en el frente de avance del agua, como consecuencia de la interacción entre las cargas del agua y las fuerzas de atracción de la fase sólida del suelo.

La formación de meniscos “descendentes” también es común en zonas del suelo donde existen cambios texturales, tanto desde materiales finos a gruesos como a la inversa. En la Figura 3 se muestra la formación de meniscos descendentes de calcita en un manto de tosca, generados por desecamiento de agua de infiltración saturada con CaCO_3 , al pasar de una zona de porosidad fina superficial a otra de porosidad gruesa subyacente.

Además del agua adsorbida por el suelo, cuya magnitud depende del equilibrio entre las fuerzas de atracción electrostáticas de la fase sólida del suelo y la fuerza de gravedad, puede existir agua retenida por fuerzas osmóticas, producto de la influencia de algunas sustancias, principalmente sales disueltas en la solución del suelo. Las sales tienden a higroscopizarse y a captar agua del medio edáfico.



Figura 3. Meniscos descendentes de calcita en un poro del suelo.

2. Intensidad de la retención del agua en el suelo

La energía con la cual el agua es retenida por el suelo define muchas funciones ecológicas del medio edáfico, particularmente la facilidad o dificultad con la que las plantas pueden absorber el agua. Es por eso que el conocimiento de las fuerzas de retención del agua del suelo y los factores que las condicionan es de gran importancia para comprender las principales funciones del suelo como fuente de agua para las plantas.

La capacidad del suelo para retener agua se expresa en unidades de potencial de retención de agua, equivalentes al trabajo necesario para transportar una unidad definida de agua desde un punto a otro del suelo.

El potencial de retención de agua del suelo se representa por el potencial agua (Ψ), que es función de a) el potencial gravitacional (Ψ_g) dependiente de las fuerzas de gravedad, b) el potencial mátrico (Ψ_m) regulado por las fuerzas de atracción electrostáticas del suelo, c) el potencial osmótico (Ψ_o) función de la concentración de sales en la solución del suelo y d) el potencial neumático (Ψ_n) dependiente de fuerzas de presión que ejerce la atmósfera del suelo. El contenido de agua del suelo es mayormente dependiente de Ψ_m .

Las fuerzas de retención de agua del suelo se expresan en medidas de tensión, en unidades equivalentes a los cm de presión de una columna de agua, como el logaritmo de este valor (pF) o en otras unidades como bares o atmósferas (atm). Las equivalencias entre las distintas unidades son las siguientes:

$$1 \text{ atm} = 0.9869 \text{ bar}$$

$$1 \text{ bar} = 3 \text{ pF}$$

La relación entre Ψ y el agua disponible para las plantas depende de la distribución de poros y la porosidad total. Por ese motivo, el agua disponible es diferente entre suelos y entre horizontes de un mismo suelo.

El volumen relativo de poros, denominado porosidad total del suelo, es el volumen ocupado por los poros (V_p) respecto al volumen total que ocupa el suelo (V_t). V_p está estrechamente asociado a la textura del suelo, es decir, a la proporción entre partículas sólidas del suelo de distinto tamaño. Suelos de texturas gruesas, con altas proporciones de arena, poseen un valor de V_p pequeño y suelos de texturas finas, por ejemplo los arcillosos, poseen valores de V_p elevados. La densidad aparente del suelo (DA, masa de suelo sin disturbar por unidad de volumen) en general está inversamente relacionada con V_p . La Tabla 1 muestra rangos de valores de ambos parámetros en función de la textura de algunos suelos.

Tabla 1. Rangos de porosidad y densidad aparente para cuatro categorías de clases texturales de suelos minerales (Adaptada de Schachtschabel *et al.*, 1989).

Clase Textural	Porosidad (%)	Densidad aparente (g/cm ³)
Arenosa	56 – 36	0.16 – 1.70
Limosa	56 – 39	1.26 – 1.61
Franca	55 – 30	1.20 – 0.85
Arcillosa	70 – 35	0.88 – 1.72

La cantidad de agua retenida por el suelo o la capacidad de retención de agua del suelo (CRA) depende de la proporción entre poros de diferentes tamaños más que de V_p . Esto se debe a que la energía de retención del agua del suelo, que determina cuánta agua es almacenada o se encuentra en movimiento en el suelo, es condicionada por el tamaño de poros. Aquellos que retienen el agua en el suelo superando a la fuerza de gravedad tienen un diámetro menor a 10 μm . Los de mayor diámetro poseen agua gravitacional, que puede ser traslocada hacia los estratos inferiores del suelo. En el otro extremo, los poros con diámetro menor a 0.2 μm contienen agua generalmente no disponible para las plantas.

La relación entre Ψ y la porosidad del suelo se caracteriza mediante las denominadas curvas de retención de humedad. Estas curvas se construyen mediante la determinación del contenido de agua del suelo a distintas tensiones de succión. Este experimento se puede realizar ejerciendo vacío y desecando el suelo o humedeciendo el suelo por agregado de agua.

Las curvas de retención de humedad, que grafican el contenido porcentual de agua en función de la tensión (o succión), permiten cuantificar los contenidos de agua higroscópica, agua útil y agua gravitacional de un suelo (Fig. 4). Estos contenidos están definidos por dos "constantes" que son la capacidad de campo (CC) y el punto de marchitez permanente (PMP). El primero corresponde a una succión de 0.3 atm y el segundo a una de 15 atm. Contenidos de agua a tensiones menores a 0.3 atm corresponden al agua gravitacional, aquellos en tensiones comprendidas entre 0.3 y 15 atm corresponden al agua disponible o útil para las plantas y definen la capacidad de retención de agua del suelo (CRA). El agua retenida a tensiones superiores a 15 atm corresponde al agua higroscópica o capilar y no es disponible para las plantas. Por lo tanto, el agua que la planta puede absorber se encuentra a succiones menores a 15 atm. Solamente el agua de infiltración que penetra en el suelo en forma muy lenta puede suministrar agua a la planta.

CC corresponde al punto de máxima saturación con agua de los poros del suelo y PMP al porcentaje de agua retenida por el suelo que no está disponible para la mayoría de las plantas. En PMP la mayoría de las plantas pierden irreversiblemente su turgencia. CC se asocia a poros de 10 μm y PMP a poros de 0.2 μm de diámetro.

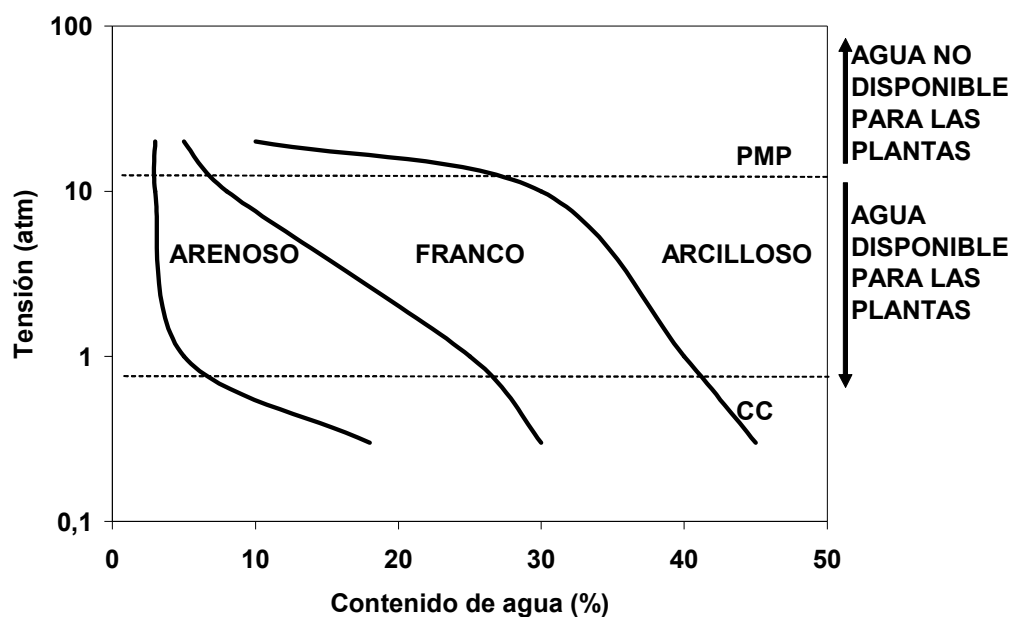


Figura 4. Relación entre tensión y contenido de agua en suelos de diferentes texturas.

La Figura 5 muestra las curvas de retención de agua cuando el proceso experimental utilizado para construirlas es inverso. A la misma tensión, el agregado de agua presenta curvas con menores porcentajes de agua que cuando el experimento se realiza desecando el suelo. Esto se debe a que, durante el proceso de humedecimiento, es necesario desplazar el aire atrapado en los poros, para lo cual se requiere mayor gasto energético que para el proceso de desecamiento. Este fenómeno, denominado histéresis, tiene particular importancia al momento de decidir riegos de cultivos considerando los contenidos de agua del suelo en relación a las constantes hídricas.

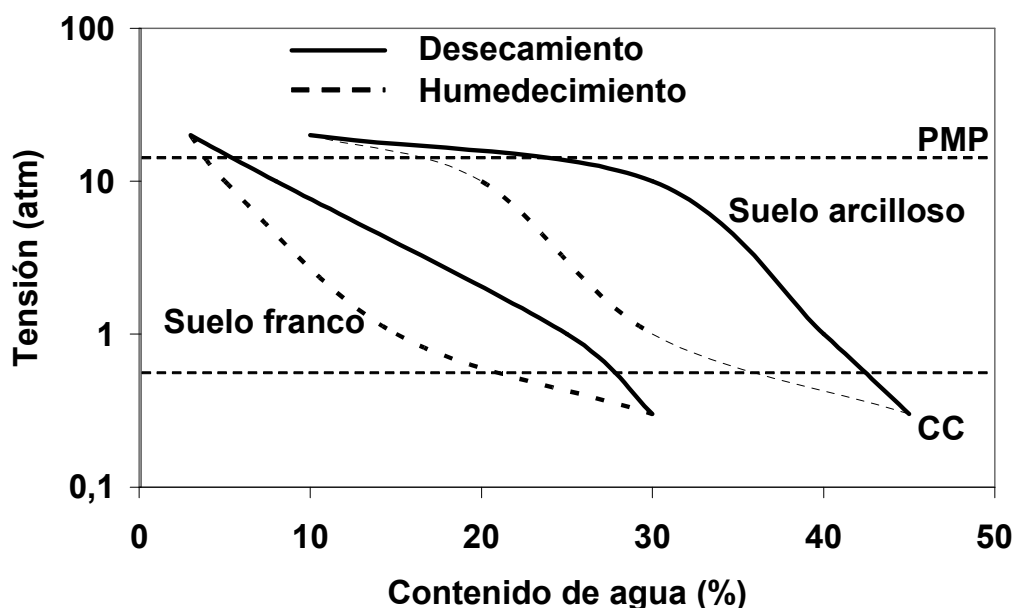


Figura 5. Esquema del proceso de histéresis.

Los contenidos de agua útil del suelo son muy variables y se ven afectados por los siguientes factores:

- La composición granulométrica del suelo. Normalmente los suelos arenosos tienen menor contenido de agua útil que los suelos francos y éstos menos que los arcillosos.
- La estructura del suelo. Mayor desarrollo de estructura mejora la porosidad de poros medios aumentando la capacidad de almacenar agua.
- El contenido de sustancias orgánicas. Los coloides orgánicos ofrecen una gran superficie específica y, por lo tanto, una mayor capacidad de retención de agua.
- El tipo de coloides. Los coloides húmicos retienen mayor cantidad de agua que los minerales de arcilla. Entre las sustancias húmicas los humatos retienen más que las huminas y que los ácidos fúlvicos. Los minerales de arcilla expandibles retienen mayor cantidad de agua que los no expandibles. Entre los primeros las motmorillonitas retienen más que las vermiculitas y éstas más que los intergradados. Entre los minerales de arcilla no expandibles, las illitas retienen más que las cloritas y éstas más que las caolinitas.

- La concentración salina de la solución del suelo. Mayores concentraciones salinas producen incrementos del potencial osmótico disminuyendo el potencial agua del suelo y en consecuencia la cantidad de la misma que puede ser absorbida por las plantas.

3. Movimiento del agua en el suelo

El agua se mueve en el suelo cuando se producen diferencias de potencial entre diferentes puntos del sistema, desde sitios con altos a sitios con bajos potenciales.

El agua del suelo se encuentra mayormente en movimiento y sólo muy raramente en forma estática. El ingreso de agua de lluvia, la infiltración, la evaporación o la transpiración, producen fuerzas internas que movilizan casi permanentemente el agua del suelo.

Si el agua de las precipitaciones o de riego penetra en el suelo se produce, en primera instancia, una saturación hasta la capacidad de campo en la parte superior del suelo. Cuando se supera la capacidad de campo se produce una presión del agua hacia abajo y el frente de humedad se desplaza a profundidades mayores por el movimiento de infiltración. De esta manera se produce un movimiento del agua retenida en forma de pequeñas láminas o capas en los poros menores a 10 μm , debido a las presiones de succión que ejercen las zonas inferiores, más secas.

El agua se puede mover más rápido por infiltración a través de algunas vías particulares como los canaliculos que dejan las raíces muertas o los pequeños animales del suelo y a través de hendiduras producidas por el movimiento de las arcillas expandentes en sus movimientos de expansión y contracción. En estas zonas el agua puede infiltrar antes de que el suelo llegue a capacidad de campo.

El agua presenta diferentes formas de movimiento dentro del suelo, la percolación es la traslocación del agua hasta la capa freática o el agua de inundación.

El movimiento capilar es el ascenso del agua desde el agua freática en contra de la fuerza de gravedad, como consecuencia de las diferencias de fuerzas de succión que se producen desde las zonas secas hacia zonas saturadas, donde la tensión es cero. La permeabilidad es la capacidad de traslocación de agua o capacidad de movilización del agua que posee el suelo, denominado también capacidad de conductividad hidráulica o conductividad hidráulica.

La permeabilidad depende de la cantidad, de la distribución y de la continuidad de los poros y por lo tanto de la textura del suelo. Mayor proporción de poros gruesos con una buena continuidad incrementará la permeabilidad. Normalmente suelos arenosos tienen mayor permeabilidad que suelos francos, éstos que los limosos y estos últimos que los arcillosos.

El movimiento del agua del suelo en flujo saturado es explicado por la ley de Darcy, representada por la siguiente ecuación:

$$W = k \, d\Psi/dl$$

donde:

W: volumen de agua movilizado en un plano (generalmente en $\text{cm}^3 \text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$)

k: constante que identifica a la conductividad hidráulica

$d\Psi/dl$: representa la variación del potencial en función de la distancia recorrida por W

La conductividad hidráulica también se identifica con el símbolo K_f , siendo f la velocidad de infiltración o de fluidez del agua en el suelo. K se define como la velocidad del movimiento del agua a una tensión igual a 1.

El valor de K oscila en función de la textura del suelo. En suelos arenosos, muy permeables, K presenta valores de aproximadamente 5 cm/h, mientras que en suelos arcillosos, si están muy compactados y densificados, puede bajar a 0.5 cm/h. Un valor medio de permeabilidad para suelos francos con buena estructura es, aproximadamente, de 2 cm/h.

El movimiento del agua sobre flujo no saturado está condicionado por el contenido actual de agua y las tensiones de succión que se produzcan en el suelo. En general, la velocidad de infiltración del agua se incrementa en un suelo seco en relación al suelo saturado. Por ejemplo, un valor de K de un suelo arenoso insaturado puede ser de 7 cm/h y cuando está saturado aproximadamente 3 cm/h.

4. Movimiento en forma de vapor de agua

El movimiento del agua en forma de vapor se produce a través de cambios en la presión parcial de vapor y está determinado por la temperatura y las diferencias en las fuerzas de succión. Con contenidos de agua por debajo de PMP, en condiciones de fuerte desecamiento, el movimiento de agua es máximo.

Las diferencias de temperatura influyen independientemente de la tensión de agua sobre este tipo de movimiento. Es así que el vapor de agua se moviliza desde zonas más calientes a zonas más frías del suelo. El movimiento del agua en forma gaseosa en el suelo es de muy baja magnitud; por el contrario la evaporación del agua desde la superficie del suelo es importante en condiciones de no saturación atmosférica.

5. El agua en suelos de la Región Semiárida Pampeana Central Argentina (RSPC)

El agua del suelo cumple diversos e importantes roles en ambientes secos, no solamente permitiendo el desarrollo de las plantas, y por ende la producción de los cultivos, sino también ejerciendo otras importantes funciones como la regulación del grado de endurecimiento del suelo o de la susceptibilidad para erosionarse por el viento y por el agua.

La importancia del agua almacenada en suelos de ambientes semiáridos se pone de manifiesto en el condicionamiento que ejerce sobre el grado de evolución edáfico y la productividad del suelo. En Haplustoles y Ustipsammmentes de la RSPC el proceso de humificación depende directamente del contenido de agua del suelo. Esto se manifiesta a través de la relación entre los contenidos de las fracciones finas del suelo (limo + arcilla), responsables de la proporción de poros capaces de retener agua en el suelo, y los contenidos totales (Buschiazzo *et al.*, 1991) o de la fracción más humificada de la materia orgánica del suelo (Hevia *et al.*, 2003).

Quiroga *et al.* (2005b), en base a los contenidos de limo y arcilla, el espesor útil del perfil y la densidad aparente, calcularon la CRA de distintos suelos y obtuvieron relaciones positivas de este parámetro con los contenidos totales de materia orgánica (Fig. 6), confirmando el efecto directo que poseen los contenidos del agua edáfica sobre los procesos de humificación en estos suelos.

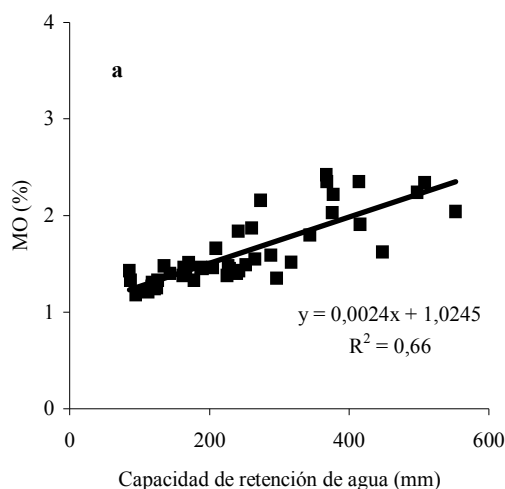


Figura 6. Relación entre los contenidos de materia orgánica de Haplustoles Enticos de la RSPC y sus capacidades de retención de agua (Adaptada de Quiroga *et al.*, 2005a).

La capacidad de almacenar agua de los suelos de la RSPC varía ampliamente (desde 50 a más de 350 mm). Las variaciones de la CRA, conjuntamente con las precipitaciones, condicionan el régimen hídrico de los suelos que inciden, a su vez, sobre la productividad de los cultivos. La Tabla 2 muestra que la profundidad efectiva del perfil determina la CRA del suelo y los rindes de un cultivo (centeno), que se incrementan desde suelos someros a suelos profundos.

Tabla 2. Capacidad de retención de agua (CRA) de tres Haplustoles Enticos con diferentes espesores del perfil y sus efectos sobre la producción de centeno en la Región Semiárida Pampeana Central (Quiroga *et al.*, 2005a).

	Tipo de Suelo		
	Somero	Normal	Profundo
Profundidad (cm)	76	123	187
CRA (mm)	115	204	368
Rendimiento (kg ha⁻¹)	588 a	757 ab	1049 c

Estos resultados muestran que, frente al mismo sistema de producción, pueden presentarse diferencias importantes en los rindes de un cultivo en función de la CRA del suelo.

La Figura 7 muestra que suelos con mayor CRA produjeron mayores eficiencias de los barbechos, corroborando que los mayores rindes de centeno mostrados en la Tabla 2 se debieron a la mayor cantidad de agua disponible en el suelo para el cultivo.

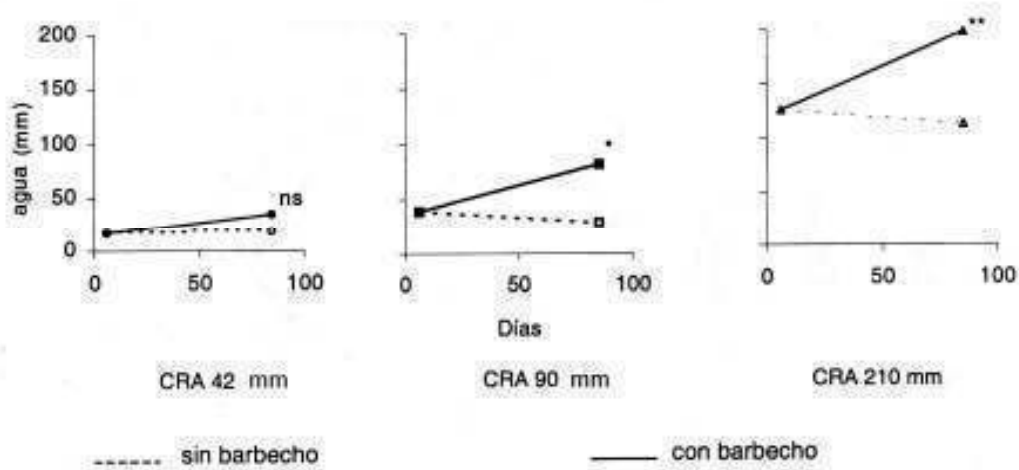


Figura 7. Contenidos de agua de suelos con diferente capacidad de retención de agua (CRA) en función de los días desde el inicio del barbecho para centeno y en ausencia de barbecho.

En la RSPC los barbechos para cultivos de invierno son, en general, más eficientes que los de cultivos de verano. Esto se debe a que los barbechos para cultivos de invierno se realizan en un período del año con lluvias abundantes (otoño) y baja demanda atmosférica. Por el contrario, el agua que almacenan los barbechos para cultivos de verano es dependiente de las precipitaciones, ya que estas prácticas son realizadas en épocas de lluvias erráticas y con elevada demanda atmosférica.

Abascal *et al.* (2002) comprobaron que el almacenaje de agua por parte de barbechos para girasol (*Heliantus annuus*) estuvo relacionado con la cantidad y la distribución de las precipitaciones, más que con el sistema de labranza. La Figura 8 muestra que cuando existieron lluvias poco antes de finalizado el período de barbecho (año 1999) el agua acumulada fue similar entre sistemas de labranza y significativamente mayor que el contenido inicial. Por el contrario, cuando no se produjeron lluvias pocos días antes de la finalización del barbecho (año 2000), las tres labranzas presentaron contenidos de agua similares a la situación inicial. Los autores concluyen que los barbechos para cultivos de verano serían más eficientes para acumular fertilidad nitrogenada que para almacenar agua en suelos de la RSPC.

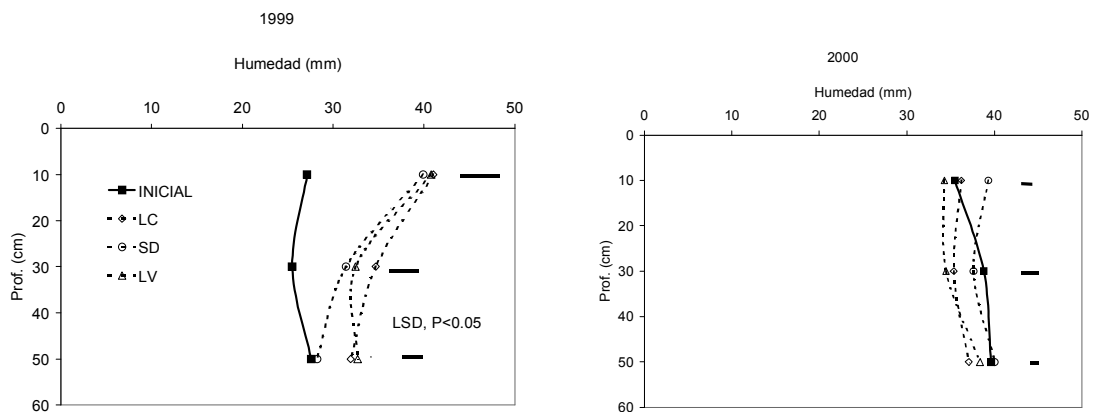


Figura 8. Acumulación de agua en un Haplustol Entico en tres sistemas de labranza (LC= labranza convencional, SD=siembra directa, LV=labranza vertical), en un año con lluvias caídas poco antes de la finalización del barbecho (1999) y en un año sin lluvias antes de la finalización del período de barbecho (2000), para un cultivo de girasol. (Abascal *et al.*, 2002).

En ambientes áridos la eficiencia de almacenaje de agua de sistemas con cobertura vegetal, como los barbechos, han demostrado ser de poca utilidad. Adema et al. (2004) comprobaron que en el ecosistema del monte pampeano en el cual predominan especies arbustivas como la jarilla (*Larrea divaricata*) y los suelos son arenosos, la cantidad de agua almacenada en el suelo está estrechamente relacionada con la magnitud de las precipitaciones y no con el tipo de cobertura vegetal. Estos autores comprobaron que el rolado de las especies leñosas, que producen una alta cobertura del suelo con los restos de estas especies cortadas con métodos mecánicos, incrementan el agua acumulada en el suelo con relación a la condición natural sólo en un corto periodo del otoño, en el cual existe un leve balance hídrico positivo (Fig. 9). Durante el resto del año, la cantidad de agua acumulada en el suelo es dependiente de las lluvias y no existen diferencias entre el suelo cubierto con especies leñosas en pie, el cubierto con especies leñosas roladas o con especies leñosas roladas e intersembradas con especies forrajeras exóticas.

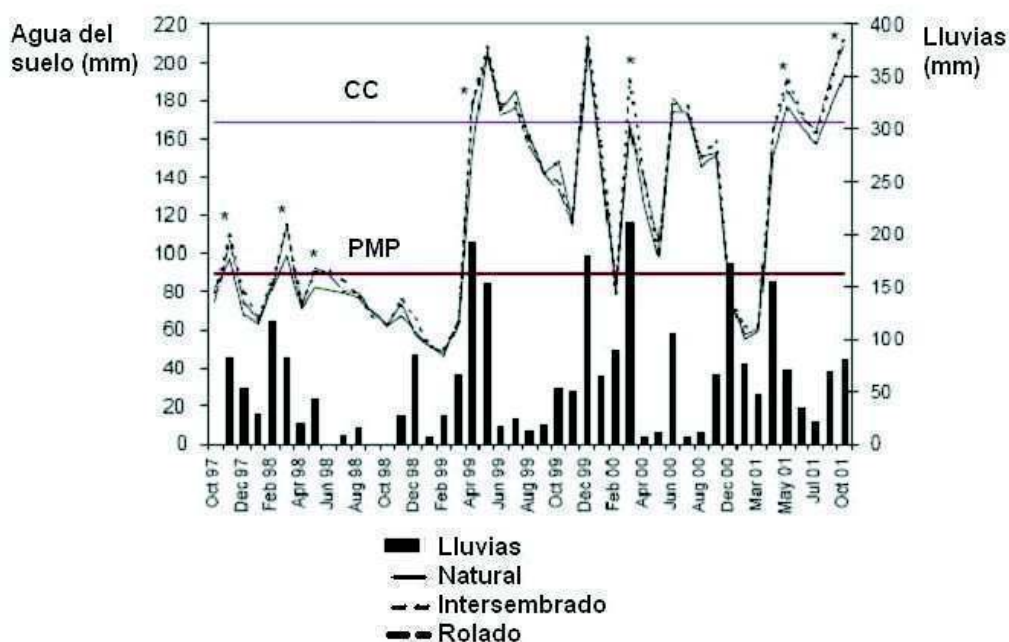


Figura 9. Evolución de las precipitaciones y el agua edáfica en un Ustipsamente Típico del oeste Pampeano, en tres condiciones de uso del suelo (Adema *et al.*, 2004).

Agamennoni (1996) obtuvo resultados similares a los anteriores en un área árida del sur de la Provincia de Buenos Aires. Este autor demostró que los rendimientos de trigo (*Triticum aestivum*) fueron altamente dependientes de la demanda atmosférica, con la cual presenta una significativa relación negativa.

La humedad del suelo también define un parámetro edáfico de gran importancia para la producción de los cultivos como es la resistencia mecánica (RM). Este parámetro refleja la facilidad o dificultad que encuentran las raíces de las plantas para explorar el perfil del suelo. Los suelos secos tienden a endurecerse y a aumentar RM y, por ende, dificultan el normal desarrollo radicular.

Quiroga *et al.* (2005b) comprobaron que en un suelo con mayores contenidos de agua, producto de una mayor duración del barbecho para un cultivo invernal, los valores de RM fueron menores que en un suelo con menores contenidos de agua, que había sido sometido a barbechos más cortos (Fig. 10).

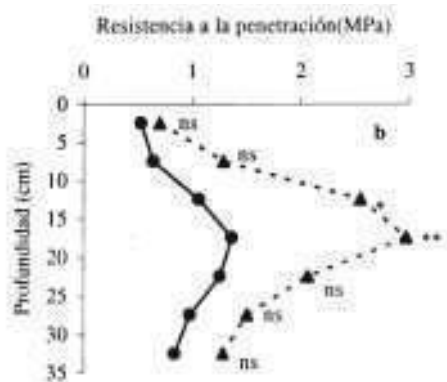


Figura 10. Resistencia a la penetración (RM) de suelos con bajos (---) y elevados (—) contenidos de agua al final del barbecho (Quiroga *et al.*, 2005b).

Sánchez & Paggi (2006) comprobaron que la relación entre RM y la humedad del suelo es diferente para distintos sistemas de labranza y a distintas profundidades. La Figura 11 muestra que en el estrato superficial la siembra directa (SD) presentó una relación negativa entre RM y humedad del suelo de tipo lineal, mientras que en labranza vertical (LV) este ajuste fue de tipo potencial. Los valores de RM fueron mayores en LV (hasta 15 kg/cm) que en SD (hasta 7 kg/cm). A partir de los 40 cm de profundidad todos los sistemas de labranza (SD, LV y labranza convencional –LC–) presentaron ajustes comunes entre RM y la humedad del suelo. Estos resultados indican que en los estratos superficiales del suelo las labranzas condicionan ajustes RM vs humedad diferentes. A partir de los 40 cm de profundidad el efecto de las labranzas deja de manifestarse y el ajuste entre ambas variables es común a todas ellas.

El agua del suelo también puede tener efectos sobre la susceptibilidad del suelo a erosionarse por el viento. de Oro & Buschiazzo (2006) comprobaron que la velocidad umbral del viento, responsable de iniciar el movimiento de las partículas del suelo durante el proceso de erosión eólica, depende de la humedad del suelo. La Figura 12 muestra que en otoño, con mayores precipitaciones y menor demanda atmosférica, el suelo se encuentra más húmedo, aumentando significativamente la velocidad umbral a valores de más de 30 km/h. En el resto de las estaciones del año, la velocidad umbral supera levemente los 6 km/h. Estos resultados indican que, durante la mayor parte del año, excepto el otoño, los suelos pueden sufrir erosión eólica con velocidades de viento relativamente bajas, lo que aumenta los riesgos de que este proceso ocurra.

Panebianco & Buschiazzo (2007) comprobaron que la cantidad de suelo que se erosiona por viento en la RSPC disminuye drásticamente con el incremento las precipitaciones que, a su vez, aumentan la humedad del suelo disminuyendo su susceptibilidad a erosionarse.

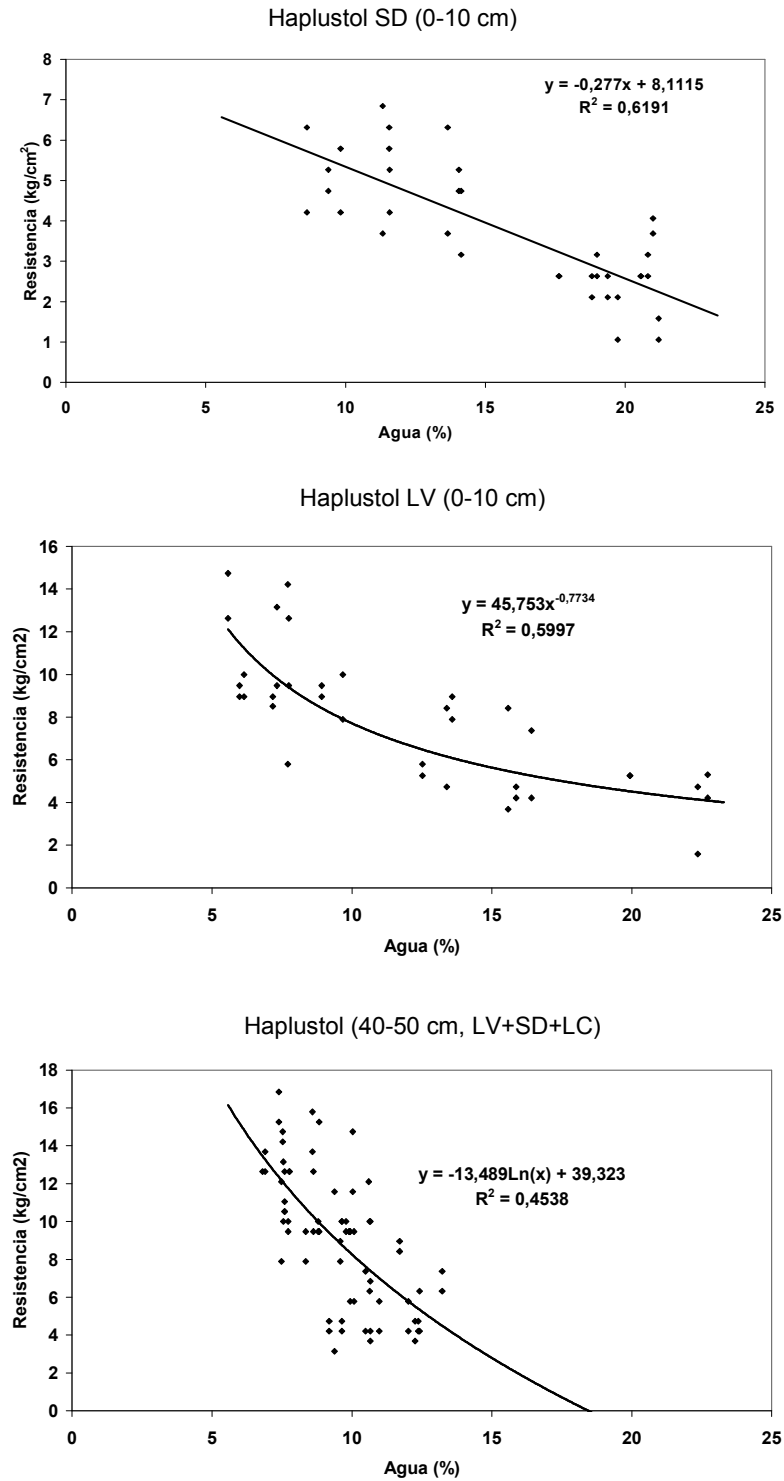


Figura 11. Relaciones entre resistencia a la penetración y humedad del suelo en el estrato superficial de un Haplustol Entico bajo a) siembra directa (SD) y b) labranza vertical (LV) y c) en el estrato subsuperficial en tres sistemas de labranza (Sanchez & Paggi, 2006).

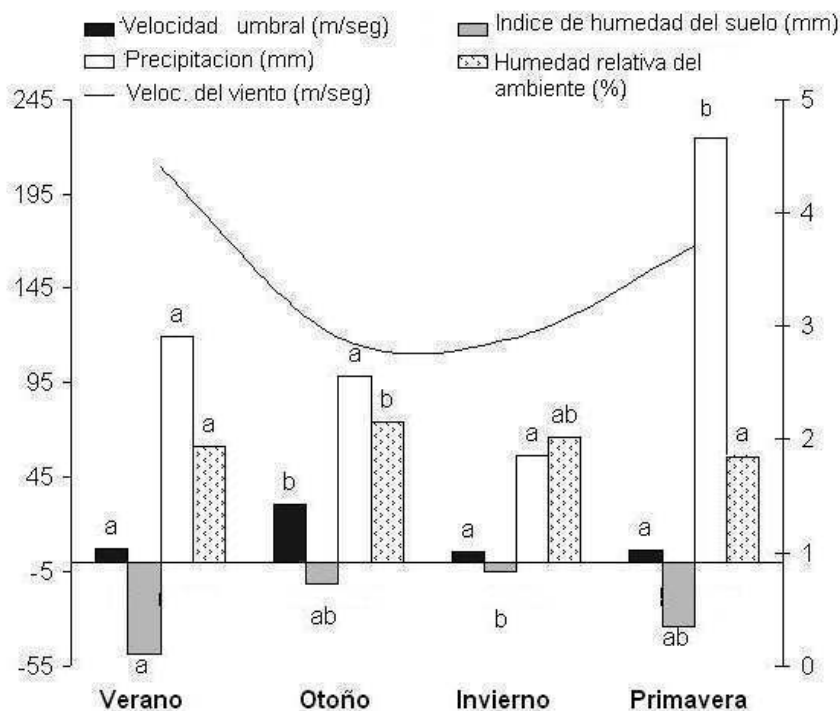


Figura 12. Relación entre precipitaciones, velocidad del viento, humedad del suelo y velocidad umbral para la ocurrencia de erosión eólica en la RSPC en cada estación del año (Extractado de Oro & Buschiazzo, 2006).

6. Bibliografía

- Abascal, S.A, D.E. Buschiazzo & H.R. Mirassón. 2002. Almacenaje de agua y nitratos por barbechos para girasol en la región semiárida pampeana central (RSPC). Actas en soporte digital del XVIII Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo.
- Adema, E., D.E. Buschiazzo, F.J. Babinec, T.E. Rucci & V.F. Gomez Hermida. 2004. Mechanical control of shrubs in the semiarid Argentina and its effects on soil water content and grassland productivity. *Agr. Water Manage.* 68:185-194.
- Agamennoni, R. 1996. Labranzas en la región semiárida bonaerense sur. *En: Labranzas en la Región Semiárida Argentina.* D. Buschiazzo, J. Panigatti & F. Babinec (eds.). INTA. pp 103 -112.
- Buschiazzo, D.E., A.R. Quiroga & K. Stahr. 1991. Patterns of organic matter distribution in soils of the semiarid argentinean Pampas. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 154:437-441.
- de Oro, L. & D.E. Buschiazzo. 2006. Velocidad umbral del viento como indicador de la susceptibilidad de un suelo a erosionarse. Trabajo en soporte digital del XX Congreso Arg. de la Ciencia del Suelo. Salta, 18 al 23 de Septiembre.
- Hevia, G.G., D.E. Buschiazzo, E.N. Hepper, A.M. Urioste & E.L. Antón. 2003. Organic matter accumulation in size fractions of soils of the semiarid Argentina. Effects of climate, soil texture and management. *Geoderma* 116:265-277.
- MGAR. 2007. <http://www.mgar.net/mar/agua.htm>.

-
- Panbianco J.E. & D.E. Buschiazzo. 2007. Wind erosion predictions with the wind erosion equation (WEQ) using different climatic factors. *Land Degrad. Dev.* 18:1-9.
- Quiroga A., R. Fernández & D. Funaro. 2005a. Materia orgánica en Molisoles de la Región Semiárida Pampeana. Influencia sobre propiedades físicas y productividad. Soporte digital de las Jornadas Nacionales: Materia orgánica y sustancias húmicas del suelo. Bahía Blanca. Junio 2005.
- Quiroga, A.R., D.O. Funaro, R.Fernandez & E. Noellemeyer. 2005b. Factores edáficos y de manejo que condicionan la eficiencia del barbecho en la región pampeana. *Ciencia del Suelo* 23:79-86.
- Sanchez, D. & I. Paggi. 2006. Efecto de la humedad edáfica sobre la resistencia a la penetración de dos suelos de la región semiárida pampeana. Tesis para optar al título de Ing. Agr. Fac. Agronomía-UNLPam.
- Schachtschabel, P., H.P. Blume, G. Brümmer, K.-H. Hartge & U. Schwertmann. 1989. *Lehrbuch der Bodenkunde*. Enke Verlag, Stuttgart. 491 p.

MOVIMIENTO DEL AGUA A TRAVÉS DE LA PLANTA

4

Alicia Graciela Kin

- 1. Movimiento del agua hacia las raíces**
- 2. Absorción de agua por las raíces**
- 3. Movimiento del agua a través de las raíces**
 - 3.1. Factores que afectan la absorción de agua*
 - 3.2. Redistribución hidráulica*
 - 3.3. Otras formas de adquisición de agua*
- 4. Movimiento del agua a través del xilema y en las hojas**
 - 4.1. Presión radical*
 - 4.2. Cavitación - embolismo*
 - 4.3. Movimiento del agua en las hojas*
- 5. Teoría coheso-tenso-transpiratoria**
- 6. Transpiración**
 - 6.1. Los estomas*
 - 6.1.1. Anatomía*
 - 6.1.2. Funcionamiento*
 - 6.1.3. Respuestas*
 - 6.2. Factores incidentes en la transpiración*
 - 6.3. Transpiración nocturna*
 - 6.4. El rol de la transpiración*
- 7. Balance hídrico de la planta**
 - 7.1. Reservorios de agua*
- 8. Agradecimiento**
- 9. Bibliografía**

En este capítulo se analizará el movimiento del agua a través de la planta desde el suelo a la atmósfera, los mecanismos y las fuerzas conductoras que operan en el transporte del agua en la planta y entre ésta y el ambiente. Se describirán los factores ambientales que gobiernan la disponibilidad y pérdida de agua y los ajustes que la planta realiza frente a variaciones en el suministro de agua en distintas escalas de tiempo.

En el continuum suelo-planta-atmósfera el agua se mueve a lo largo de gradientes de potencial agua (ψ_a ; ver concepto en capítulo 1). El mayor gradiente ocurre entre la hoja y la atmósfera, precisamente en la superficie foliar se encuentran los estomas, constituyendo el principal punto de control del flujo de agua de la planta. Una baja concentración de vapor de agua en el aire comparada con la del interior de las hojas es la fuerza conductora de la pérdida de agua desde las mismas, posibilitando el transporte de agua en el xilema. Esto facilita la absorción desde el suelo debido al gradiente de ψ_a que se establece entre éste y las células de las raíces.

En el continuum, si bien la disponibilidad de agua en el suelo y las pérdidas por transpiración son los principales determinantes del balance hídrico foliar, la eficiencia en el transporte de agua desde el suelo a las hojas y el intercambio entre compartimientos de almacenaje internos (reservorios) y la corriente transpiratoria también juegan un papel importante. Un fino control sobre los flujos de agua hacia, dentro y fuera de la planta, es vital para su supervivencia en condiciones ambientales cambiantes.

1. Movimiento del agua hacia las raíces

En el suelo el agua se mueve con relativa facilidad hacia las raíces de una planta que transpira siguiendo gradientes decrecientes de ψ_a . Cuando la planta absorbe agua del suelo, reduce su contenido en la zona próxima a las raíces, consecuentemente disminuye el valor de ψ_a cercano a la superficie de la raíz y se establece un gradiente con respecto a las zonas adyacentes a la misma. El agua se mueve hasta la superficie de la raíz principalmente por flujo masal, dado que los poros del suelo están interconectados, a una velocidad determinada por el gradiente de presión y la conductividad hidráulica del suelo (ver capítulo 3). A medida que el suelo se seca, las partículas aumentan la retención de agua debido a las fuerzas mátricas, con lo cual el movimiento de agua líquida a través del mismo declina. Si el suelo está muy seco, cercano al punto de marchitez permanente, puede producirse un movimiento significativo en forma de vapor de agua. Por otra parte, gradientes de potencial osmótico mueven pequeñas cantidades de agua (salvo en suelos salinos), dado que la velocidad del movimiento por difusión es muy baja (ver más detalles en capítulo 3). El movimiento del agua a través de la interfase suelo-raíz puede resultar más complicado debido a la falta de continuidad hidráulica entre ambos, como veremos en el punto 3.1. En ambientes secos, la falta de contacto constituye la principal resistencia al flujo del agua desde el suelo a las hojas.

2. Absorción de agua por las raíces

La continua absorción de agua por parte de las raíces es esencial para el crecimiento y supervivencia de la mayoría de las plantas, debido a que ellas pierden grandes cantidades de agua diariamente, con frecuencia más que su propio peso en días calurosos y soleados. Por ello, este vital elemento debe ser reemplazado rápidamente, so pena de morir por deshidratación. También puede producirse muerte de hojas debido a una carga calórica excesiva, dado que la transpiración contribuye de manera substancial a mantener el equilibrio térmico foliar y una disminución de la absorción determinará inevitablemente un menor flujo transpiratorio. Sólo plantas muy tolerantes a la deshidratación y unas pocas xeromórficas como los cactus, con bajas tasas de transpiración y una gran capacidad de almacenaje de agua, pueden sobrevivir sin un inmediato reemplazo del agua perdida por transpiración.

El íntimo contacto entre la raíz y el suelo es primordial para una efectiva absorción de agua, el cual es posibilitado por el continuo crecimiento de la raíz y la presencia de pelos radicales. Los pelos radicales son extensiones microscópicas de las células epidérmicas de la raíz, los cuales aumentan la superficie de la misma y la consiguiente capacidad de absorción de agua e iones desde el suelo. El número de pelos radicales varía entre especies y con las condiciones del suelo; en tanto que la importancia de los mismos en la absorción de agua y nutrientes parece variar entre especies, cultivares y con el estadio de crecimiento de la planta (Kramer & Boyer, 1995).

El continuo crecimiento de la raíz es un prerequisite importante para que la planta pueda aprovechar toda el agua del suelo, dado que una raíz tiene generalmente acceso a toda el agua disponible dentro de los 6 mm desde su superficie. A medida que el suelo gradualmente se seca, algunas partes del sistema radicular pueden morir, mientras que al mismo tiempo otras continúan creciendo. El sistema radicular de una planta se desarrolla de acuerdo con el patrón morfológico específico de la especie (superficial, en profundidad o en varias capas) y según las condiciones del suelo. Un sistema radical extenso explora grandes volúmenes de suelo en búsqueda de humedad, ya sea extendiéndose de manera horizontal o estimulando el crecimiento en profundidad hacia capas aún no exploradas. La tasa de elongación de la raíz varía ampliamente entre las especies, con la estación del año, con las condiciones del suelo (contenido de agua, aireación, temperatura) y con los cambios (ambientales, intercambio neto

de carbono, superficie foliar) a nivel de la parte aérea que afectan el suministro de carbohidratos. El crecimiento y distribución de las raíces son limitados en suelos superficiales, compactados, húmedos y retrasados en suelos fríos, siendo en dichos casos, el crecimiento inadecuado de la raíz la principal razón de un pobre suministro de agua a las plantas (Kramer & Boyer, 1995).

Una planta puede absorber agua a partir del suelo sólo cuando el ψ_a de sus raíces ($\psi_{raíz}$) es más negativo que el de la solución del suelo (ψ_{suelo}) que la rodea. La tasa de absorción de agua ($Agua_{abs}$) es la cantidad de agua que puede absorber la raíz por unidad de tiempo y es proporcional al área de intercambio (A) en la región explorada por las raíces (área activa de las mismas) y a la diferencia de ψ_a entre el suelo y la raíz, e inversamente proporcional a las resistencias (r) que se oponen al movimiento del agua en el suelo y en el pasaje desde éste a la raíz; según Larcher (1995):

$$Agua_{abs} = \frac{A (\psi_{suelo} - \psi_{raíz})}{\Sigma r}$$

Debe tenerse en cuenta que el área activo de las raíces y la capacidad del sistema radical para absorber agua cambia a través del tiempo, dado que durante el período de crecimiento las partes más viejas suberizan. La suberina (sustancia hidrofóbica, constituida por polímeros de ácidos grasos) es una efectiva barrera al movimiento de agua y solutos, produciendo alteraciones en las propiedades de absorción de las raíces. Sin embargo, se ha observado absorción a través de raíces viejas, causado posiblemente por los quiebres que se dan en la corteza asociados con el crecimiento de raíces secundarias.

3. Movimiento del agua a través de las raíces

El agua entra a la raíz más fácilmente en la zona que incluye los pelos radicales. Por arriba de la zona apical, la endodermis comienza a suberizar, limitando en mayor medida la absorción (Fig. 1). Además, las regiones maduras de la raíz con frecuencia tienen un tejido protector denominado exodermis, consistente en una capa de células situadas en la parte interna de las epidérmicas con propiedades similares a la endodermis, que contiene materiales hidrofóbicos en las paredes lo cual lo hace relativamente impermeable al agua.

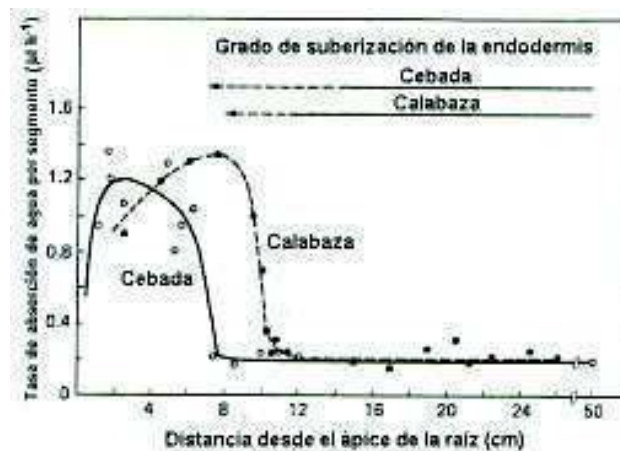


Figura 1. Tasa de absorción de agua según la distancia desde el ápice de la raíz de cebada y de calabaza con distintos grado de suberización de la endodermis (Adaptada de Kramer & Boyer, 1995).

El agua se puede mover desde la epidermis hasta la endodermis de la raíz por tres vías posibles (Fig. 2): apoplástica, transcelular y simplástica. En la vía apoplástica el agua se mueve a través de las paredes celulares sin atravesar las membranas. El apoplasto es el sistema continuo de paredes celulares y espacios intercelulares en los tejidos de la planta. En el camino transcelular el agua va atravesando secuencialmente las células, es decir que el agua cruza dos membranas plasmáticas (una al entrar y otra al salir) y antes de entrar a la célula vecina, el agua se encuentra temporalmente en la pared celular. En el caso de la vía simplástica el agua atraviesa las sucesivas células por los plasmodesmos (ver más detalles en capítulo 2).

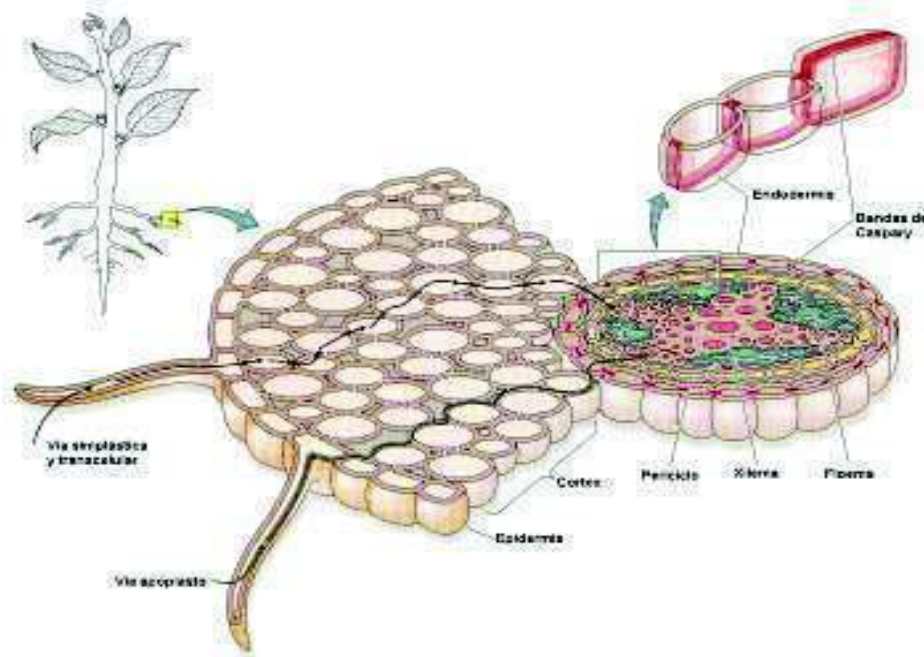


Figura 2. Vías para la absorción del agua por la raíz (Adaptada de Taiz & Zeiger, 2006).

En la raíz el agua llega a la endodermis vía el parénquima cortical (cortejo), el cual funciona como una especie de reservorio amortiguando las fluctuaciones a corto plazo en el suministro a partir del suelo. En la endodermis el movimiento del agua a través del apoplasto es bloqueado por las bandas de Caspari, dado que las paredes celulares radiales y transversales están engrosadas, frecuentemente lignificadas e impregnadas con suberina; de manera que debe hacerlo a través del simplasto. La formación de laminillas de suberina en la endodermis y la exodermis (cuando está presente) resulta en dos regiones de alta resistencia para el flujo de agua y de iones vía apoplasto.

La complejidad de la estructura anatómica de la raíz resulta en un transporte del agua con resistencias en paralelo, dadas por las distintas vías de pasaje (apoplástica, simplástica o transcelular) a través de los diferentes tejidos, los cuales están dispuestos en serie (epidermis, exodermis, parénquima cortical, endodermis, periciclo y elementos de conducción).

El suministro de agua por las raíces al tallo, puede cambiar de acuerdo con la demanda de aquel. En una planta transpirante, el gradiente de presión (tensión) entre la solución del suelo y el xilema podría ser alto y la resistencia hidráulica de la raíz baja, lo cual facilita la absorción de agua con el aumento de la demanda. Por otro lado, la resistencia hidráulica radicular podría ser alta a tasas bajas de transpiración, como sucede por ejemplo en la noche o

durante períodos de sequía, de manera de evitar una pérdida excesiva de agua de la raíz hacia el suelo (Steudle & Peterson, 1998).

3.1. Factores que afectan la absorción de agua

El desarrollo de la raíz y la absorción de agua y minerales están fuertemente influenciados por factores ambientales del suelo como aireación, temperatura, humedad, concentración y composición de la solución. La absorción también resulta afectada por disturbios y por características propias del sistema radical. Una deficiente aireación no sólo reduce el crecimiento de la raíz, sino que también disminuye la absorción de agua y minerales. Los efectos fisiológicos producidos por el anegamiento son tratados en detalle en el capítulo 6. Con respecto a los efectos de la sequía, de la concentración y composición de la solución, los mismos son discutidos en los capítulos 5 y 6.

Cuando las raíces están expuestas a bajas temperaturas, la absorción disminuye debido al aumento de la resistencia total al movimiento del agua a través de ellas. Esto es causado, en parte, por el aumento de la viscosidad del agua, pero la mayor contribución a la resistencia ha sido atribuida al efecto sobre la permeabilidad de las membranas (alta resistencia al flujo), ya que a bajas temperaturas los lípidos tienen menor fluidez y las proteínas están en cierto modo inmovilizadas. La adaptación y aclimatación de las plantas a bajas temperaturas generalmente involucra un cambio hacia una mayor proporción de ácidos grasos insaturados, los cuales aumentan la fluidez de las membranas.

La absorción de agua se ve afectada, además, cuando disminuye el contacto entre el suelo y la raíz, tal como se puede apreciar en un suelo que ha sido removido. De este modo se explica, entre otras razones, por qué las plántulas que han sido transplantadas deben ser protegidas de las pérdidas de agua durante los días subsiguientes, hasta tanto el crecimiento de la raíz reestablezca su contacto con el suelo.

También ocurre falta de continuidad hidráulica cuando la raíz está creciendo en un poro más amplio que ella misma o bien cuando se ha contraído. A medida que el suelo se seca, éste y las raíces se contraen, lo cual disminuye el contacto, como también la conductancia del agua hacia la raíz (Nobel & North, 1993). Por otra parte, se ha observado aclimatación en raíces de plántulas de cebada, las cuales se contraen radialmente menos y más lentamente cuando crecen en suelos secos si han sido expuestas previamente a cortos episodios de estrés hídrico, lo cual permitiría un mejor contacto suelo-raíz y absorción de agua (Lemcoff *et al.*, 2006). En tanto que, algunas plantas presentan raíces contráctiles, con lo cual disminuyen en longitud y aumentan en radio, exudan mucílagos lo que les permite mantener el contacto con el suelo, mientras otras en cambio, presentan un sistema dual de raíces: superficiales y profundas, las cuales absorben agua en diferentes momentos según la disponibilidad de la misma.

En suelos extremadamente secos donde el ψ_a de la planta es mayor al del suelo, el aumento de la resistencia de la raíz puede constituir una ventaja al evitar la pérdida de agua. Así, raíces con exodermis pierden menos agua que aquellas que no la poseen cuando crecen en condiciones de deficiencia hídrica (Taleisnik *et al.*, 1999). Con igual fin, los cactus desprenden las raíces finas durante el verano, evitando así la pérdida de agua desde las mismas al suelo y produciendo nuevas dentro de las 24 horas después de una lluvia (Nobel, 1996). También, las plantas pueden aumentar la conductancia de la raíz al incrementar la alocaación hacia la producción de nuevas raíces y a las micorrizas (asociaciones simbióticas con hongos). Las micorrizas aumentan la absorción y la tolerancia a la sequía, al menos en determinadas circunstancias. Estas respuestas adaptativas y de aclimatación determinan que la biomasa de la

parte aérea disminuya marcadamente con el grado de aridez, pero la de las raíces con frecuencia permanece relativamente constante (Lambers *et al.*, 1998).

3.2. Redistribución hidráulica

Las plantas pueden actuar como vías de transporte para la transferencia de agua entre diferentes zonas del suelo. Se conoce como ascenso hidráulico al movimiento pasivo de agua a través del sistema radical de las plantas desde capas del suelo más húmedas a capas con menor contenido de humedad (Richards & Cadwell, 1987; Cadwell & Richards, 1989). Si bien el sentido de este movimiento es generalmente desde horizontes más profundos a los más superficiales, también se ha demostrado que las raíces pueden distribuir agua desde la superficie hacia capas del suelo más profundas (Cadwell *et al.*, 1998; Burgess *et al.*, 1998; 2001), denominando este proceso redistribución hidráulica (Fig. 3).

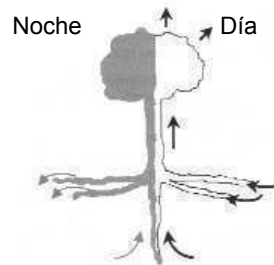


Figura 3. Diagrama del proceso de redistribución hidráulica (Adaptada de Scholz *et al.*, 2004).

La fuerza motriz para que la redistribución ocurra está determinada por el gradiente de ψ_a entre los distintos horizontes del suelo. Parte del proceso involucra la salida pasiva de agua desde las raíces, por lo cual se requiere una resistencia relativamente baja al flujo reverso del agua desde las raíces hacia el suelo y un potencial hídrico menos negativo en el xilema de las raíces que en el suelo. La salida de agua está localizada en las partes más jóvenes de las raíces, donde las bandas de Caspari y las laminillas de suberina no están completamente formadas (Cadwell *et al.*, 1998). Un patrón radical dimórfico aumentaría las probabilidades de que el fenómeno suceda (Richards & Cadwell, 1987). Ocurre principalmente de noche con los estomas cerrados y cuando la transpiración ha disminuido lo suficiente como para que el mayor gradiente de ψ_a se establezca entre los tejidos radicales y el suelo.

Un aspecto a destacar de la redistribución hidráulica es el volumen de agua que se deposita en el perfil del suelo, el cual permite satisfacer en parte la transpiración del día siguiente y, bajo condiciones de alta demanda atmosférica, puede facilitar sustancialmente el movimiento de agua a través del continuum suelo-planta-atmósfera (Cadwell *et al.*, 1998). A manera de ejemplo se ha estimado que en *Acer saccharum*, el 25% del agua perdida por transpiración es ascendida hidráulicamente (Emerman & Dawson, 1996); en *Gutierrezia sarothrae* el eflujo correspondía al 15% (Wan *et al.*, 1993). En estos casos, el ascenso hidráulico agregaba un volumen adicional de agua al que la planta utilizaba en su flujo transpiratorio, favoreciendo la asimilación de carbono al permanecer por más tiempo con sus estomas abiertos y disminuyendo la influencia del estrés hídrico cuando el recurso comenzaba a escasear (León & Squeo, 2004).

La primera evidencia firme de ascenso hidráulico fue observada por las fluctuaciones diarias en el ψ_a del suelo (aumentos durante la noche y disminuciones durante el día), asociado con el arbusto *Artemisia tridentata* por Richards & Cadwell (1987). El fenómeno se ha visto también en numerosas especies distribuidas en una amplia variedad de tipos biológicos, algunas de las cuales son cultivadas como tomate, algodón, maíz, alfalfa, durazno, entre otras (Caldwell *et al.*, 1998). Sin embargo, no todas las plantas evidencian poseer capacidad para llevar a cabo el proceso de redistribución de agua (Scholz *et al.*, 2004). Este proceso puede ocurrir en especies de bosques húmedos lo cual indica que no está restringido a ambientes áridos y semiáridos, dado que, aunque cortos, se producen de manera esporádica o regular periodos secos y gradientes de ψ_a en el suelo. En algunos momentos del año suele ocurrir que no se produce el flujo reverso, aunque se den las condiciones de ψ_a del suelo, debido a cambios en el desarrollo de la raíz que reducen la conductividad hidráulica, su superficie activa o el contacto suelo-raíz, de manera que el ascenso hidráulico puede observarse sólo en una parte de la estación de crecimiento (Caldwell *et al.*, 1998).

El significado ecofisiológico de este proceso es que podría contribuir tanto al balance hídrico de la planta que lo realiza como al de sus vecinas como se ha observado en el Cerrado, brasileño, donde gramíneas y arbustos utilizan el agua que es ascendida hidráulicamente por otras especies leñosas (Moreira *et al.*, 2003). El agua liberada por las raíces en las capas secas del suelo puede aumentar así la disponibilidad, para luego ser absorbida por la misma planta o por sus vecinas cuando la cantidad de agua transpirada excede la que pueden absorber las raíces que llegan a mayores profundidades (Richards & Cadwell, 1987). Este proceso permite, además de reducir la resistencia estomática, mantener la funcionalidad de las raíces más finas, mejorar la obtención de nutrientes, las tasa de mineralización (Richards & Cadwell, 1987) y contribuir al mantenimiento de la actividad de micorrizas y bacterias fijadoras de nitrógeno (Cadwell *et al.*, 1998; Scholz *et al.*, 2004).

En el caso del agua transportada por las raíces desde la superficie húmeda hacia los horizontes más profundos, podría facilitar el crecimiento de las mismas hacia los estratos profundos y secos donde el agua de lluvia no infiltra, permitiéndoles alcanzar las napas freáticas. Por otra parte, la transferencia de agua desde la superficie húmeda a las capas más profundas y secas impediría a los competidores con raíces superficiales, utilizar el agua y, también, reducir las pérdidas por evaporación del suelo (Burgess *et al.*, 1998).

Un efecto potencial de la redistribución de agua es que podría modificar las interacciones competitivas entre plantas, alterar la composición de la comunidad y los patrones de distribución, mientras que, a nivel de ecosistema aumentaría la productividad primaria debido a la mayor ganancia de carbono a escala individual (Horton & Hart, 1998; León & Squeo, 2004). En zonas áridas y semiáridas, el proceso podría utilizarse para la revegetación de terrenos degradados por cuanto afectaría positivamente el balance hídrico del sistema, ya que aumentaría la supervivencia de especies con sistema radicular superficial. Asimismo, las plantas que lo presentan, actuarían como nodrizas al acrecentar la supervivencia de plántulas durante los meses más secos (León & Squeo, 2004).

3.3. Otras formas de adquisición de agua

El agua también puede moverse desde las hojas, a través del tallo y raíces, al suelo, como en el caso de *Prosopis tamarugo*, dado que se genera un gradiente de ψ_a desde las hojas humedecidas por la niebla hacia el suelo y el agua puede estar así disponible para la absorción por parte de las raíces. Sin embargo, la contribución del rocío y la niebla al balance hídrico de la planta es motivo de controversias (Kramer & Boyer, 1995). No obstante, en el caso de

musgos y líquenes este mecanismo de adquisición de agua es el más importante (Medrano & Flexas, 2003).

En el caso de *Sequoia sempervirens*, la cantidad de agua absorbida por las hojas representa sólo una pequeña cantidad de la transpirada cada día, siendo el papel más importante de la niebla, el de limitar la pérdida por transpiración y permitir una mayor fijación de carbono, antes que proveer una cantidad de agua adicional (Burgess & Dawson, 2004).

Sin embargo, la interceptación de la niebla parece ser una importante fuente de agua para los bosques nublados en las montañas bajas de Colombia y Venezuela, con vegetación de tipo xerófila y donde el régimen de lluvias es altamente estacional. Cavelier & Goldstein (1989) encontraron que en esas montañas la interceptación aumentaba con la altura, en las laderas protegidas del viento y con una apropiada inclinación de las hojas. Asimismo, la contribución de la niebla al suministro de agua variaba entre estaciones secas y húmedas.

Otra manera de adquisición de agua es el caso de algunas epífitas cuyas hojas están dispuestas en capas concéntricas, formando una especie de colector de agua (Medrano & Flexas, 2003).

4. Movimiento del agua a través del xilema y en las hojas

En su paso desde el suelo a la atmósfera el agua se mueve por los conductos del xilema por una fracción de tiempo, que representa una proporción relativamente baja de todas las resistencias que el flujo del agua encuentra hasta alcanzar la atmósfera; sin embargo, esta fracción puede jugar un papel significativo en la regulación de las respuestas fisiológicas a nivel de los estomas, de las hojas y de la planta en su conjunto (Mencuccini, 2003). Las células de conducción del xilema tienen una anatomía especializada que posibilita el transporte de grandes cantidades de agua y con gran eficiencia. El xilema está constituido por dos tipos de elementos: las traqueidas y los elementos de los vasos. Para más detalles de estos aspectos recomendamos remitirse a bibliografía referida a Anatomía y Morfología Vegetal o de Fisiología Vegetal (Salisbury & Ross, 1994; Hopkins, 1999; Azcón-Bieto. & Talón 2003; Taiz & Zeiger, 2006).

En la mayoría de las plantas, el xilema es el camino más largo para el movimiento del agua, aunque comparado con el pasaje a través de la raíz, es más simple y con una menor resistencia al flujo. La cantidad de agua que se mueve a través del sistema vascular por unidad de tiempo, depende de propiedades específicas del xilema tales como el área conductora (el radio de los elementos conductores) y las resistencias al flujo, el estado fisiológico de la planta (ej. grado de apertura de los estomas) y las condiciones ambientales.

4.1. Presión radical

Algunas plantas y bajo determinadas condiciones presentan un fenómeno conocido como presión radical. Esto ocurre cuando en la raíz se genera una presión hidrostática positiva al absorber iones de la solución diluida del suelo y transportarlos al xilema. La acumulación de solutos en el xilema disminuye el potencial osmótico; reduciendo en consecuencia el ψ_a determinando un gradiente favorable para la absorción de agua, el aumento del flujo hídrico en la raíz genera la presión hidrostática positiva, la cual fuerza el movimiento del agua hacia el tallo por el xilema. Esto explica que si se corta el tallo de una planta joven por encima del nivel del suelo, se observa la salida de savia, lo cual puede ocurrir por varias horas, y se puede medir

una presión positiva que puede alcanzar los 0.5 MPa, pero que comúnmente no supera los 0.1 MPa. En tanto que, a nivel de planta entera se percibe un fenómeno llamado gutación, el cual consiste en la exudación de líquido a través de los poros situados en los márgenes de las hojas, conocidos con el nombre de hidátodos.

La presión radical se manifiesta en plantas bien hidratadas, es decir que crecen en suelos húmedos (con ψ_a altos) y en una atmósfera con altos niveles de humedad relativa donde la transpiración es baja. Por el contrario, cuando las condiciones de la atmósfera determinan una alta tasa transpiratoria, el agua es llevada rápidamente a las hojas y perdida de manera que no puede desarrollarse una presión positiva en el xilema.

4.2. Cavitación - embolismo

En el xilema, cuando hay transpiración, se desarrolla una gran tensión que puede romper la continuidad de la columna de agua. Este problema puede ocurrir debido a que el agua se encuentra en un estado físicamente inestable y a medida que la tensión aumenta, también lo hace la tendencia de las pequeñas burbujas de aire a expandirse y dar lugar a un fenómeno denominado cavitación. Inicialmente, hay una rápida invasión del elemento conductor por vapor de agua, pero a medida que es llenado con burbujas de aire, las cuales pueden expandirse, porque los gases no resisten las fuerzas de tensión, entonces se detiene el flujo de agua, fenómeno que se conoce como embolismo. La entrada de aire al xilema a través de las punteaduras se conoce como la siembra de aire, y depende del tamaño de los poros de las punteaduras, donde los de menor tamaño permiten el pasaje de agua pero no del menisco agua-aire, limitando la extensión de la burbuja hacia conductos vecinos. El embolismo está ausente al amanecer, pero puede ocurrir tempranamente en el día aún antes del pico de transpiración, cuando se alcanza un ψ_a crítico.

Un segundo modo por el cual pueden formarse burbujas en los conductos del xilema es durante los ciclos de congelamiento y descongelamiento del agua en el invierno, debido a la reducida solubilidad de los gases en el hielo. En este caso, la cavitación ocurre a mucha menor tensión y es inducida de la siguiente manera: cuando el agua se congela, los gases disueltos en ella son forzados a salir de la solución originándose burbujas rodeadas por hielo. Cuando la savia del xilema se descongela, las burbujas formadas durante el congelamiento pueden disolverse o expandirse y causar cavitación. Posteriormente, un vaso cavitado puede devenir embolisado a medida que los gases difunden desde los tejidos que rodean al vaso cavitado. La cavitación se correlaciona más estrechamente con el número de episodios de congelamiento y descongelamiento, que con el grado de frío (Sperry, 1995). En contraste con el embolismo que ocurre en el verano, el del invierno es altamente dependiente del diámetro de los elementos conductores, así se puede predecir que vasos anchos y largos serían más vulnerables que vasos pequeños. Las variaciones en el diámetro de los conductos (menores en especies de altas latitudes o altitudes) son el principal factor que explica las diferencias de vulnerabilidad a la cavitación de las especies por eventos de congelamiento y descongelamiento. Esta sería la razón de por qué las coníferas (las cuales tienen traqueidas) son más abundantes en áreas frías que los árboles de hoja ancha.

Las diferentes especies y partes del sistema de transporte de agua de una misma especie tienen sus propias curvas de vulnerabilidad, las cuales son marcadamente afectadas por los cambios estacionales (Grace, 1993). Pockman & Sperry (2000) proponen que la vulnerabilidad a la cavitación juega un importante papel en la distribución de las plantas al influenciar la habilidad competitiva de las especies tolerantes a la sequía en hábitats méxicos. Las especies difieren marcadamente en su vulnerabilidad al estrés hídrico que induce cavitación (Tyree & Sperry, 1989), siendo las de ambientes más secos las de mayor resistencia (Wilson & Jackson,

2006). Además, varía con la disponibilidad de nutrientes, tal como se ha observado en árboles fertilizados con N, los que son menos vulnerables al embolismo que los testigos o fertilizados con P (Bucci *et al.*, 2006).

La formación de embolismo es un evento común, tanto en la parte aérea como en las raíces y es también aceptado que generalmente no es permanente. El impacto del embolismo es minimizado por varios medios, ya que si la continuidad de la columna de agua en el xilema no es reparada podría resultar desastroso para la planta, puesto que tales burbujas causarían la deshidratación y muerte de las hojas al bloquear la principal vía de transporte de agua a las mismas. No obstante, en algunos casos, el no rellenado de los vasos puede ser una ventaja, como se ha observado en ciertos cactus, evitando así la pérdida de agua de la planta hacia el suelo (Lambers *et al.*, 1998). En principio, el agua puede desviarse a través de los conductos vecinos debido a que en el xilema los mismos están interconectados (Fig. 4).

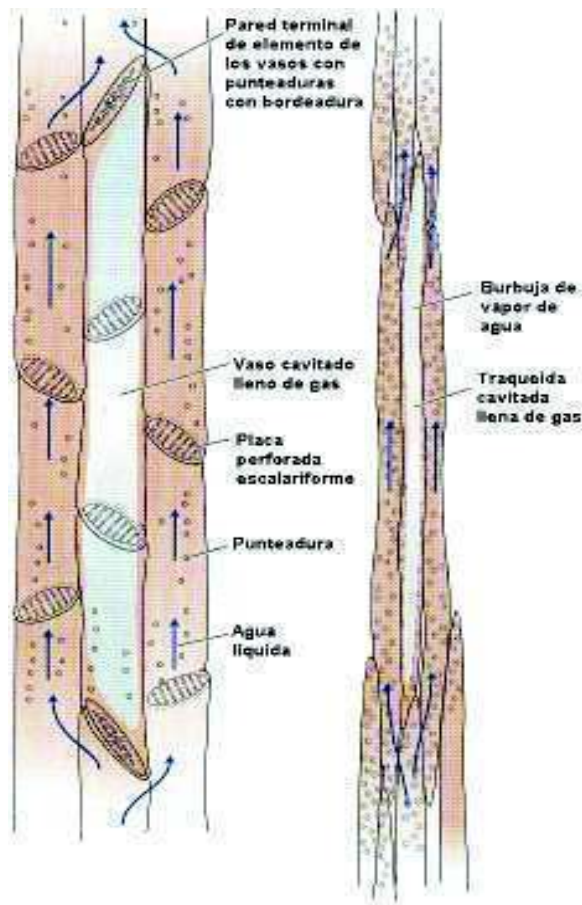


Figura 4. Traqueidas (derecha) y vasos (izquierda) cavitados (Adaptada de Taiz & Zeiger, 2006).

Además, las plantas poseen medios para liberarse de las burbujas en el xilema, como ocurre durante la noche cuando la transpiración baja y la tensión disminuye; el vapor de agua y los gases pueden simplemente pasar a la solución del xilema. Igualmente, bajo determinadas condiciones, algunas plantas desarrollan presión radical; tales presiones reducen las burbujas de aire, las cuales pueden ser disueltas.

Por otra parte, los conductos cavitados pueden ser rellenados cuando el agua en el xilema adyacente sin embolismo, está bajo tensión, en plantas que están aún transpirando. Los mecanismos involucrados en el rellenado son objeto de debate e intensa investigación. Una de

las hipótesis propone que el rellenado involucra la carga de solutos osmóticamente activos en las células que rodean al xilema, resultando en la absorción de agua y en una presión adicional al tejido. Esto crea un desbalance de presión interna que determina un flujo de agua hacia el conducto embolisado (Canny, 1998, Bucci *et al.*, 2003; Domec *et al.*, 2006). Hölttä *et al.* (2006) sugieren que el agua proveniente del floema que pasa al xilema en los sitios de descarga de azúcares (Teoría de Münch del flujo masal en el floema) es la fuente de presión positiva necesaria para el rellenado de los conductos embolisados. En tanto que, en un estudio realizado en tallos de laurel, se propone que el floema exportaría alguna señal para la despolimerización del almidón de las células del parénquima, y esto determinaría una salida de azúcar hacia los conductos embolisados con el consecuente flujo osmótico de agua y el rellenado de los mismos (Salleo *et al.*, 2006). Por otro lado, la longitud finita de las traqueidas y vasos del xilema, si bien incrementan la resistencia al flujo de agua, también restringen la cavitación. Finalmente, muchas plantas tienen crecimiento secundario, con lo cual el nuevo xilema formado cada año es funcional antes de que el anterior deje de serlo.

4.3. Movimiento del agua en las hojas

El agua es conducida hacia y a través de las hojas por el xilema. En las hojas, el agua se mueve en parte siguiendo la vía apoplástica y en parte la vía simplástica, pero sólo cortas distancias, ya que el xilema se ramifica en venas muy finas formando una intrincada red. El patrón de venación es tal, que en una hoja típica la mayoría de las células están dentro de los 0.5 mm de una vena menor. Sin embargo, esta disposición genera una gran resistencia al flujo de agua a través de las hojas, representando entre 30 y 90% de la resistencia hidráulica de la planta (Brodrribb & Holbrook, 2006).

5. Teoría coheso-tenso-transpiratoria

Esta teoría explica el ascenso del agua en las plantas y se basa en las propiedades físicas del agua, en los mecanismos de transporte de líquidos y en las características anatómicas del xilema. El agua en la planta forma una columna continua desde las superficies de absorción de las raíces hasta las evaporantes, principalmente las hojas, pero no exclusivamente. Esta continuidad hidráulica es altamente dependiente de las fuerzas de cohesión y tensión del agua que permite transferir instantáneamente las variaciones de tensión o presión a través de la planta.

La fuerza conductora para el movimiento del agua en la planta es generada por la tensión superficial en las superficies evaporantes, las cuales son constituidas por las paredes celulares de las células del mesófilo o el lado interno de las células epidérmicas de las hojas. Dichas células están en contacto directo con la atmósfera por un extenso sistema de espacios intercelulares llenos de aire, por los cuales el vapor de agua difunde a través de los estomas y luego hacia el aire exterior atravesando una capa de aire calmo próxima a la superficie de la hoja, denominada capa límite. La capa límite es la zona de transición inmediatamente por encima de la superficie de la planta (Fig. 5).

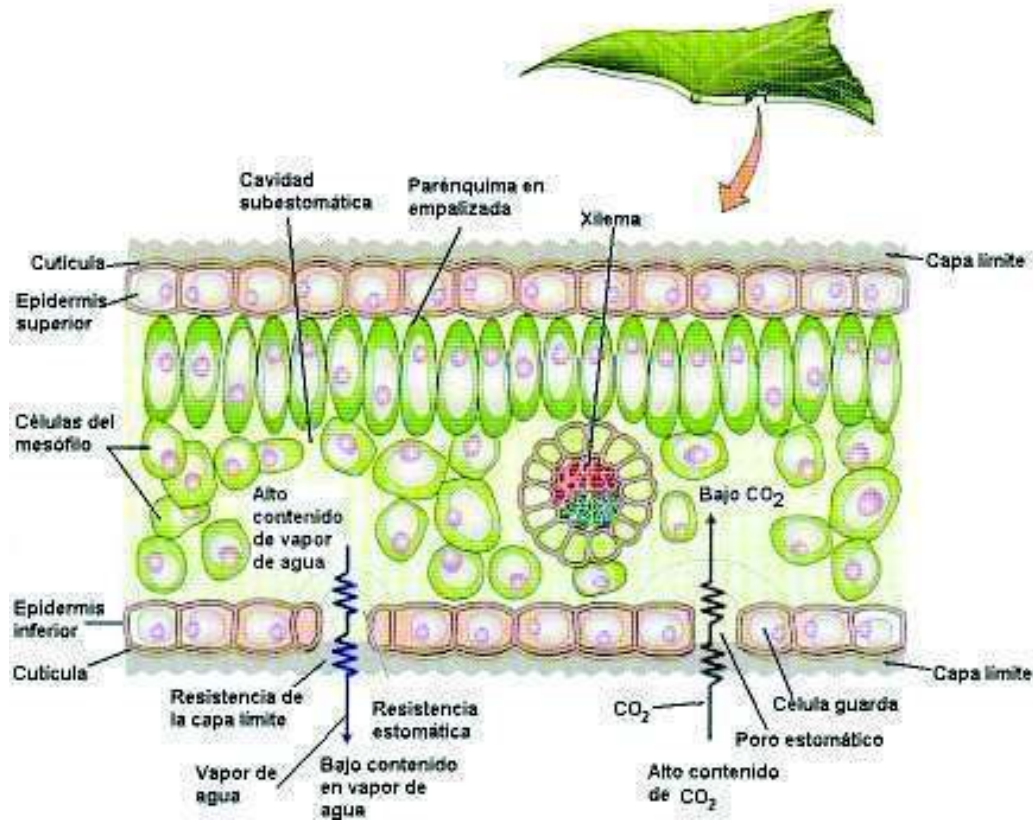


Figura 5. Intercambio de gases a través de la hoja (Adaptada de Taiz & Zeiger, 2006).

Inicialmente, el agua se evapora a partir de la delgada película que recubre los espacios intercelulares, pero a medida que esto sucede, la interfase aire-agua se retrae hacia los pequeños espacios situados entre las microfibrillas de celulosa y células adyacentes, formando un menisco microscópico (Fig. 6). Debido a la tensión superficial del agua, la curvatura de esas interfases induce una tensión o presión negativa en el agua y cuanto más agua es removida desde la pared, el radio de curvatura de la interfase agua-aire disminuye y la tensión se hace más negativa, con lo cual se reduce el ψ_a de las regiones adyacentes incluyendo el xilema. Este cambio es inmediatamente transmitido a través de la planta y así, la evaporación determina gradientes de presión o tensión a lo largo de la misma, lo cual causa el flujo de agua desde el suelo a las superficies evaporantes.

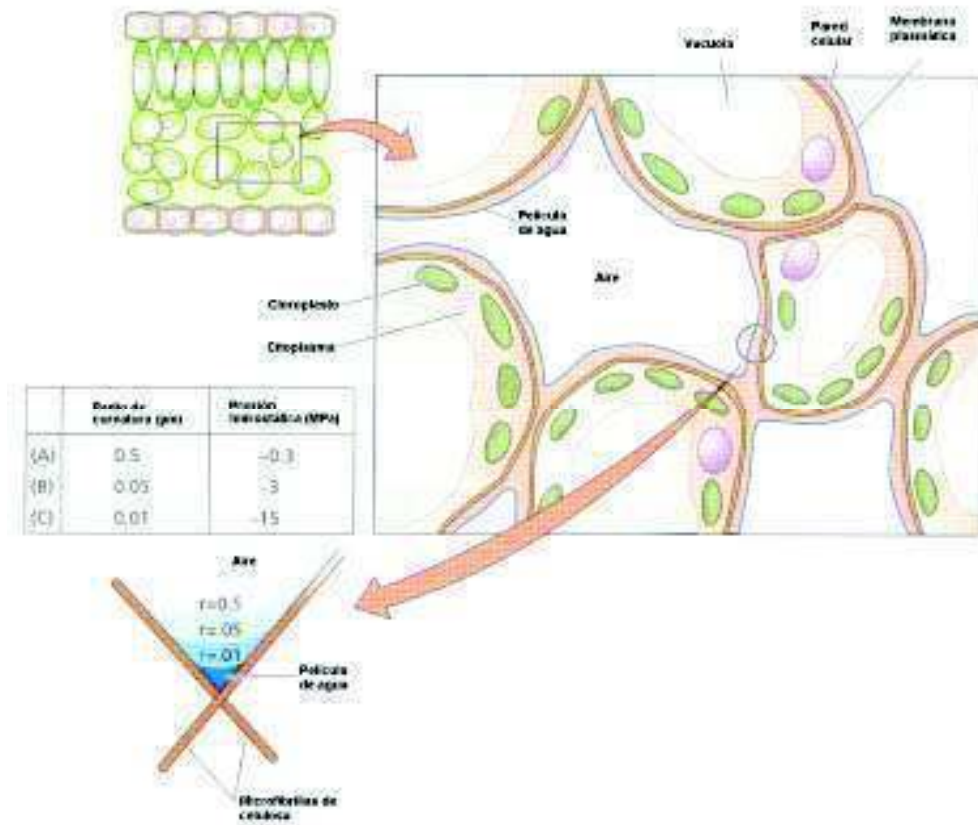


Figura 6. Tensión o presión negativa originada en las hojas (Adaptada de Taiz & Zeiger, 2006).

6. Transpiración

La transpiración puede ser definida como el flujo de vapor de agua desde la planta hacia la atmósfera. Aunque una pequeña cantidad de agua puede ser perdida por las lenticelas (pequeños poros) situados en la corteza de las ramas jóvenes, la mayor proporción (más del 90%) se realiza a través de las hojas.

La transpiración depende de dos factores: del gradiente de concentración de vapor de agua desde los espacios intercelulares de la hoja a la atmósfera, y de las resistencias que se oponen a la difusión hacia la atmósfera externa; lo que puede expresarse mediante la siguiente ecuación:

$$\text{Transpiración} = \frac{c_{va} \text{ hoja} - c_{va} \text{ aire}}{\Sigma r}$$

o con la conductancia (la inversa de la resistencia)

$$\text{Transpiración} = \Sigma g (c_{va} \text{ hoja} - c_{va} \text{ aire})$$

donde:

- Transpiración: (mol m⁻² s⁻¹)
- c_{va}: concentración de vapor de agua (mol m⁻³)
- r: resistencia (s m⁻¹)
- g: conductancia (m s⁻¹)

Para evaluar la diferencia de concentración de vapor de agua, se necesita conocer las concentraciones en los espacios de aire de la hoja y en la atmósfera. La de la atmósfera se

puede medir fácilmente, pero la de los espacios intercelulares es más dificultoso, sin embargo, se puede estimar asumiendo que el ψ_a del aire en las hojas está en equilibrio con el ψ_a de las superficies de las paredes celulares. Entonces, si conocemos el ψ_a de la hoja y la temperatura de la misma, se puede calcular la concentración de vapor de agua en los espacios de aire de la hoja a partir de la siguiente ecuación que corresponde al ψ_a del aire:

$$\Psi_a = \frac{R \cdot T}{V} \ln(HR)$$

donde:

R: constante de los gases (8.32 J mol⁻¹ K⁻¹)

T: temperatura absoluta (K)

V: volumen molal del agua (m³ mol⁻¹)

HR: humedad relativa del aire (%) = $C_{va} / C_{va}(\text{sat})$

Para convertir HR en concentración actual de vapor de agua en el aire (C_{va}), se necesita conocer la concentración de vapor de agua a saturación ($C_{va}(\text{sat})$), la cual es altamente dependiente de la temperatura. La HR es una medida de la C_{va} , expresada como una fracción de la $C_{va}(\text{sat})$, o dicho de otra manera, como el contenido actual de vapor de agua en el aire con relación al contenido máximo de vapor de agua que puede ser mantenido por el aire a esa temperatura. A medida que la temperatura del aire aumenta, la capacidad del mismo de contener agua también lo hace y de manera pronunciada como se puede observar en la Figura 7.

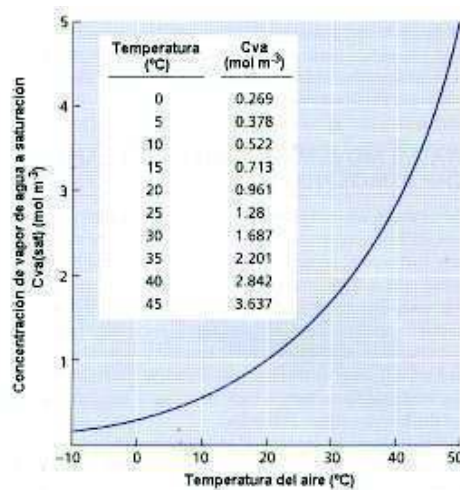


Figura 7. Concentración de vapor de agua a saturación en función de la temperatura (Adaptada de Taiz & Zeiger, 2006).

El caso presentado en la Tabla 1 ejemplifica que la fuerza conductora del flujo de agua desde la hoja, es el gradiente de concentración de vapor de agua y no la HR, y que este depende de la temperatura de la hoja. La concentración de vapor disminuye desde la superficie de la pared celular al aire fuera de la hoja. Además, en este ejemplo se puede observar que la HR puede aumentar si la temperatura del aire externo es más baja que la temperatura de la hoja y que el aire externo con una HR del 50% tiene un ψ_a remarcablemente bajo.

Tabla 1. Valores representativos de humedad relativa (HR), concentración de vapor de agua (Cva) y potencial agua (ψ_a) en cuatro puntos de la vía de pérdida de agua desde la hoja (Adaptada de Taiz & Zeiger, 2006).

Ubicación	HR (%)	Cva (mol m ⁻³)	ψa (MPa)
Aire en los espacios internos (25°C)	0.99	1.27	-1.4
Justo dentro del poro estomático (25°C)	0.95	1.21	-7.0
Justo fuera del poro estomático (25°C)	0.47	0.60	-103.7
Aire (20°C)	0.50	0.48	-93.6

El segundo factor importante que gobierna la pérdida de agua desde las hojas, son las resistencias a la difusión (Fig. 8). Las resistencias más importantes a la difusión son las asociadas con la cutícula, el poro estomático y la capa límite, en tanto que la de los espacios intercelulares es relativamente pequeña comparada con las otras resistencias a la difusión (Tabla 2).

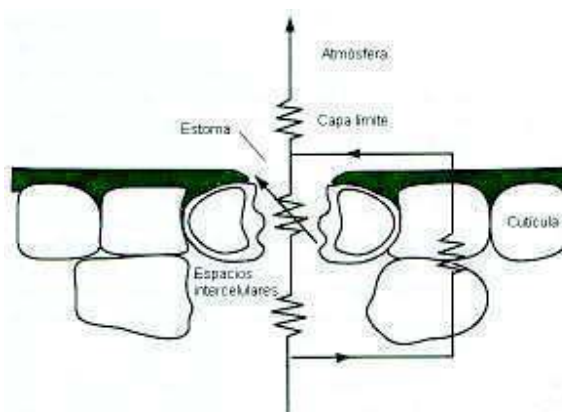


Figura 8. Representación esquemática de las principales resistencias a la difusión de vapor de agua (Adaptada de Hopkins, 1999).

Tabla 2. Valores de resistencias a la difusión del vapor de agua (Adaptada de Nobel, 1991).

Resistencias		m ² s ¹ mol ⁻¹	s m ⁻¹
Espacios intercelulares		10-25	0.2-0.6
Cutícula	cultivos	2500-10000	60-250
	xerófitas	10000-100000	250-2500
Estomas	mesófitas	50-250	1.3-6
	xerófitas	250-1000	6-25
Capa límite	fina	13	0.3
	gruesa	130	3

La resistencia cuticular está dispuesta en paralelo con la resistencia estomática, y es mucho mayor que esta última. La cutícula que cubre las hojas es una multicapa de naturaleza hidrófóbica, formada por ceras, la que ofrece una resistencia muy alta a la difusión del agua, tanto en estado líquido como de vapor. Esto hace que la cutícula sea una barrera muy efectiva al movimiento del agua, protegiendo a la planta de la desecación. La resistencia cuticular es importante cuando los estomas están cerrados y se ha estimado que sólo cerca del 5% del agua perdida por las hojas pasa a través de la cutícula, ya que la mayor parte lo hace a través de los estomas. La contribución de la transpiración cuticular a la pérdida de agua varía considerablemente entre especies, pudiendo aumentar por daño mecánico (doblado de la hoja,

abrasión por arena transportada por el viento), o por lluvia ácida, que son factores que dañan las ceras. Además, las condiciones de crecimiento de las plantas afectan el desarrollo y la eficacia de la resistencia cuticular. Así, por ejemplo, las hojas que crecen en ambientes y suelos secos tienen cutículas más gruesas que aquellas de la misma especie que lo hacen en ambientes húmedos.

Los estomas cuando están abiertos, son una vía de baja resistencia al movimiento difusivo de gases a través de la epidermis y la cutícula. Los cambios en la resistencia estomática son importantes tanto para regular la pérdida de agua por la planta como para controlar la tasa de absorción de CO_2 que será fijado por fotosíntesis. Aspectos que ampliaremos en los puntos siguientes.

A partir del poro estomático, el vapor de agua difunde a través de la capa límite, en ella la resistencia a la difusión es proporcional a su espesor, el cual depende entre otros factores de la velocidad del viento. Cuando el aire que rodea a la hoja está calmo, el espesor de la capa límite puede ser muy grande, como ocurre en canopeos densos; sin embargo, aún en días sin viento hay pequeñas corrientes locales de convección que reducen la resistencia de dicha capa. Si la velocidad del viento es alta se reduce el espesor de la capa límite y su resistencia, ya que el viento remueve las capas de aire saturadas de vapor de agua. Los efectos del viento sobre la transpiración son complejos debido a que mientras un aumento en la velocidad disminuye la resistencia de la capa límite, también enfría las hojas reduciendo el gradiente de concentración de vapor desde la hoja al aire. Así, altas velocidades de viento tendrían en consecuencia un menor impacto en la transpiración que lo esperado en base al efecto sobre el espesor de la capa límite y, además, podrían causar suficiente desecación para inducir un cierre de estomas. Bajo tales condiciones, la resistencia estomática tiene el mayor control sobre la pérdida de agua por parte de la hoja, pero cuando no hay viento un aumento en la apertura estomática tiene poco efecto sobre la tasa transpiratoria. Adicionalmente, las respuestas al viento de las hojas de distintas especies son variables y están relacionadas probablemente a diferencias en el comportamiento estomático.

De acuerdo a su espesor, la capa límite, puede producir un desacoplamiento parcial entre la transpiración y el control estomático de las pérdidas de agua. Se entiende por desacoplamiento, el hecho que los estomas no ejercen un control total de las pérdidas de agua por transpiración, esto sucede cuando la resistencia de la capa límite es relativamente grande en relación con la estomática. Por otro lado, si la resistencia de la capa límite es pequeña, la transpiración estará fuertemente regulada por el grado de apertura de los estomas.

Por otra parte, varios aspectos anatómicos y morfológicos de la hoja pueden afectar el espesor de la capa límite, como su tamaño y forma, la presencia de tricomas y estomas en cavidades. Hojas de dimensiones relativamente grandes, tendrán un espesor de capa límite mayor y por lo tanto opondrán mayor resistencia a la difusión que hojas pequeñas. Sin embargo, dado que éstas características no pueden ser modificadas hora a hora o ni siquiera diariamente, sólo el control de la apertura estomática juega un rol crucial en la regulación de la transpiración.

6.1. Los estomas

6.1.1. Anatomía

Los estomas se pueden encontrar en ambas caras de la hoja (denominada anfiestomática), pero usualmente son más abundantes en la superficie inferior, o bien sólo se les encuentra en ella (hipoestomática), con la salvedad de las plantas acuáticas en que se sitúan

en la parte superior (epiestomática). El control de la apertura estomática es ejercido por un par de células epidérmicas especializadas denominadas células guardas u oclusivas, las cuales rodean al poro estomático (Fig. 9). Debido a que las paredes de las células guardas están sólo unidas en sus extremos distales, estas forman un poro cuya apertura pueden variar según se hinchen o se contraigan. Junto a cada célula guarda suele haber una o varias células epidérmicas modificadas conocidas como células subsidiarias o accesorias, cuyo número y disposición depende de la especie. Los estomas típicos de las dicotiledóneas constan de dos células guardas con forma de riñón (Fig. 9a), las de las gramíneas y ciperáceas tienden a ser más alargadas con forma de mancuernas (Fig. 9b). Las células guardas tienen pocos cloroplastos, mientras que las células epidérmicas vecinas casi siempre carecen de ellos.

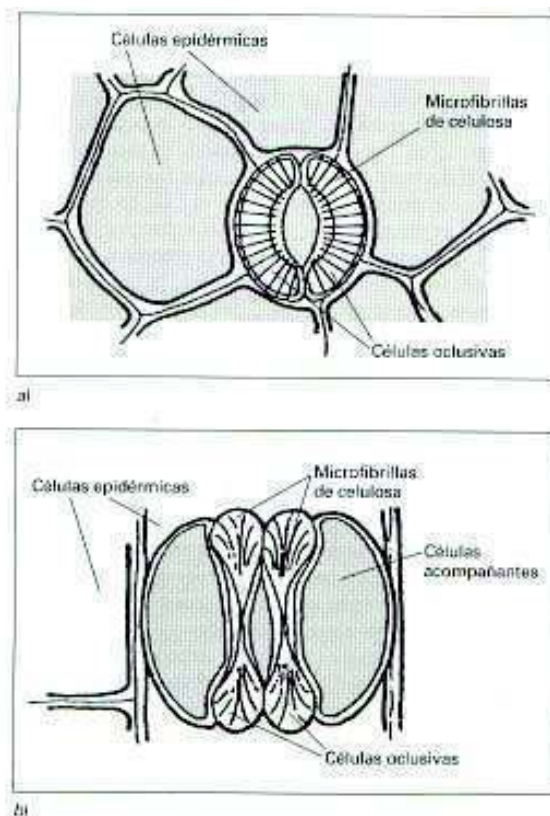


Figura 9. Estoma con forma de riñón (a) y tipo gramínea (b) (Azcón-Bieto & Talón, 2003).

Una característica de las células guardas es la estructura especializada de sus paredes, las cuales en algunas especies están engrosadas en determinadas regiones; en las arriñonadas, el engrosamiento diferencial resulta en paredes laterales muy gruesas, una dorsal fina y la ventral con un cierto grado de engrosamiento. Esto explicaría, en parte, el movimiento de las células guardas, pero la característica más importante es la disposición de las microfibrillas de celulosa que constituyen las paredes celulares, las cuales juegan un rol esencial en la apertura y cierre del poro estomático. En las arriñonadas (Fig. 9a), las microfibrillas están dispuestas de manera radial respecto de la región central del estoma, esta disposición se la conoce como micelación radial.

6.1.2. Funcionamiento

El funcionamiento de los estomas está relacionado con características especiales en la anatomía submicroscópica de la pared celular. Cuando las células guardas se expanden al absorber agua, no pueden incrementar mucho su diámetro, ya que las microfibrillas no se estiran, pero sí pueden aumentar su longitud, en especial a lo largo de sus paredes externas. Las microfibrillas empujan consigo la pared interna, lo cual hace que el estoma se abra. En las gramíneas, son los extremos de los estomas los que se hinchan, mientras que la parte central permanece estrecha, separando así las regiones medias de las dos células guardas.

Los estomas de la mayoría de los vegetales se abren al amanecer y se cierran en la oscuridad, permitiendo además la entrada de CO_2 que se utiliza en la fotosíntesis. La apertura se produce alrededor de una hora después de iniciado el período lumínico y el cierre con frecuencia es gradual y ocurre durante todo el atardecer (Fig. 10). Los estomas se cierran más rápido si la planta es expuesta a oscuridad repentina. Las plantas CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas, ver apéndice capítulo 5) abren sus estomas de noche, fijan el CO_2 en ácidos orgánicos y cierran sus estomas durante el día, disminuyendo así las pérdidas de agua por transpiración.

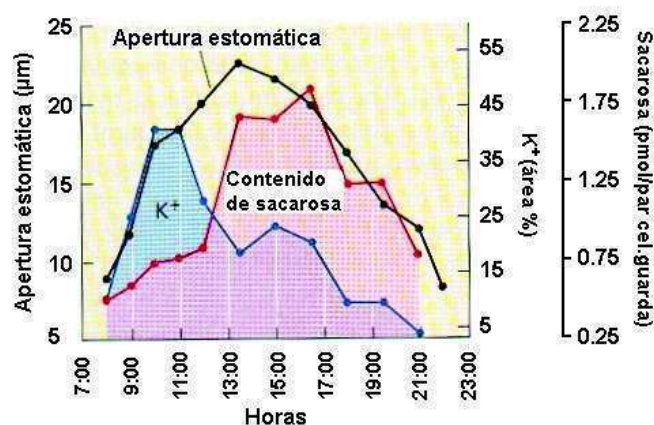


Figura 10. Cambio diario en la apertura estomática y en el contenido de K^+ y sacarosa en hojas de *Vicia faba* (Adaptada de Taiz & Zeiger, 2006).

La apertura de los estomas es el resultado de la disminución del potencial osmótico por absorción de iones, y biosíntesis de moléculas orgánicas en las células guardas. A medida que el potencial osmótico disminuye, también lo hace el ψ_a , en consecuencia, el agua se mueve hacia las células guardas y a medida que entra a la célula la presión de turgencia aumenta, lo que se traduce en una mayor apertura estomática. Debido a las propiedades elásticas de sus paredes, las células guardas pueden aumentar su volumen de un 40 al 100%, dependiendo de las especies.

La luz es la señal ambiental que domina el control de los movimientos estomáticos en las hojas de plantas que crecen en su hábitat y en suelos húmedos. Los estomas se abren cuando los niveles de luz que llegan a las hojas aumentan, y se cierran cuando disminuye. Estudios detallados del comportamiento de las células guardas han mostrado que la luz activa dos respuestas distintas: una relacionada con la fotosíntesis de sus cloroplastos y otra de naturaleza específica, activada por la luz azul.

El fotorreceptor de la luz azul implicado en la apertura estomática es el carotenoide zeaxantina. La luz azul modula la osmoregulación de las células guardas en la membrana plasmática, vía la activación de una ATPasa que bombea H^+ hacia el exterior acidificando el apoplasto, y también por la estimulación de la síntesis de solutos orgánicos. El resultante bombeo de protones a través de la membrana, genera un gradiente de potencial electroquímico que provee la fuerza conductora para la absorción iónica. La salida de H^+ hace que la diferencia de potencial eléctrico a través de la membrana plasmática de las células guardas sea más negativa. Además, el bombeo de H^+ genera un gradiente de pH de 0.5 a 1 unidad. El gradiente de potencial electroquímico permite la absorción de K^+ y de Cl^- , por medio de mecanismos de transporte secundario. Así, la estimulación de la bomba de protones por la luz azul, tiene un rol clave en la osmoregulación de las células guardas durante los movimientos estomáticos dependientes de la luz.

La concentración de potasio en las células guardas se incrementa varias veces cuando el estoma se abre (de 100 mM cuando está cerrado a 400 u 800 mM cuando abierto), dependiendo de la especie y condiciones experimentales. Estos grandes cambios en el catión K^+ son eléctricamente balanceados por aniones Cl^- y malato²⁻. Las células guardas también utilizan sacarosa como soluto osmóticamente activo, pues si bien el contenido de K^+ en las células guardas aumenta en paralelo con la apertura en la mañana temprano, éste disminuye prontamente durante la tarde, bajo condiciones en las cuales la apertura tiende a aumentar. En tanto, el contenido de sacarosa aumenta lentamente durante la mañana y después de la salida del K^+ , es el soluto osmóticamente activo dominante y el cierre estomático al final del día es paralelo a su disminución en las células guardas (Fig. 10).

Los cloroplastos de las células guardas contienen granos de almidón grandes y su contenido disminuye durante la apertura y aumenta durante el cierre de los estomas. La luz azul estimula la degradación del almidón y la biosíntesis de malato en el citoplasma de las células guardas, a partir de esqueletos carbonados producidos durante la hidrólisis del almidón.

Por otra parte, varias características de los cloroplastos de las células guardas indican que la función primaria de los mismos, es la transducción de las señales y no la fijación de carbono. La cascada de señales como respuesta de las células guardas a la luz azul, comprende la percepción de la misma en los cloroplastos, la transducción de la señal de la luz azul a través de la membrana de los cloroplastos, la activación de H^+ -ATPasa, el aumento de la turgencia y la apertura del estoma (Taiz & Zeiger, 2006).

6.1.3. Respuestas

La regulación de la apertura estomática, le posibilita a la planta modificar el intercambio de gases con la atmósfera de manera reversible, en una escala de tiempo de sólo pocos minutos. Esta regulación de corto plazo puede optimizar la producción de materia seca y la protección contra los efectos perjudiciales de una excesiva pérdida de agua.

Los movimientos estomáticos son muy dinámicos, debido a una compleja regulación de múltiples factores. El nivel de respuesta, la rapidez y la efectividad de la regulación estomática varía con las especies, con el grado de adaptación al hábitat, las condiciones bajo las cuales los estomas se desarrollaron (respuesta anormal si la humedad del aire fue continuamente alta), y con las posiciones de las hojas en el tallo. Aún dentro de una especie, el curso diario de la conductancia estomática puede ser muy diferente según el momento del año. Durante la ontogenia de una hoja, la conductancia estomática cambia con el número y tamaño de los poros capaces de abrirse. En una hoja completamente expandida, hay dos aspectos referidos a los

poros que determinan el valor de la conductancia estomática máxima, a saber: el número de poros que responden a estímulos y su máximo grado de apertura.

Aunque la respuesta de los estomas a los factores ambientales y fisiológicos es compleja, se sabe que la conductancia estomática varía con la intensidad y calidad de luz que llega a la hoja, la temperatura, la humedad relativa y la concentración intracelular de CO_2 . También depende de la turgencia de la hoja, es decir, del balance entre demanda (transpiración) y suministro de agua desde el suelo. En la Figura 11 se muestra la respuesta estomática a diversas condiciones ambientales (Salisbury & Ross, 1994).

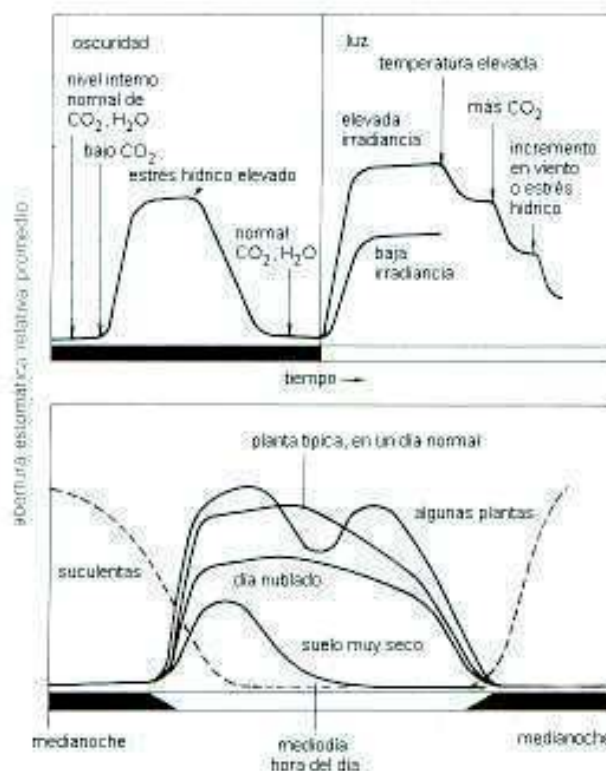


Figura 11. Respuesta estomática a varias condiciones del ambiente (Salisbury & Ross, 1994).

Las temperaturas elevadas provocan, en general, cierre de estomas, lo cual puede deberse a una respuesta indirecta al estrés hídrico o a un aumento de la respiración que determina un aumento de la concentración de CO_2 en la hoja. Sin embargo, en algunas plantas las temperaturas elevadas inducen la apertura de estomas, conllevando un aumento de la transpiración, que a su vez reduce la temperatura foliar. El calentamiento de la hoja por altas irradiancias determina un mayor gradiente de concentración de vapor entre la superficie de la planta y el aire que la rodea, así la transpiración puede ocurrir a pesar de un alto contenido de vapor de agua en el aire aún cuando la humedad relativa sea del 100%. El tamaño, la forma, las características de la superficie y la exposición de las hojas inciden en la absorción y emisión de energía, lo que afecta la temperatura de la hoja. La temperatura foliar si bien cambia las tasas de los procesos metabólicos tales como la fotosíntesis y la respiración, pero los efectos sobre la transpiración son particularmente importantes, debido a que modifican el gradiente de concentración de vapor entre las hojas y la atmósfera.

Asimismo, el grado de apertura estomática depende de la concentración intracelular de CO_2 . Tal es el caso durante el día, cuando dicha concentración disminuye por fotosíntesis, lo cual resulta en un menor nivel de CO_2 en las células guardas, lo cual estimula la apertura. Por el

contrario en oscuridad, la respiración determina niveles elevados de CO_2 en las hojas con lo cual los estomas se cierran; sin embargo, cuando por alguna causa se reduce la concentración de CO_2 en el aire puede inducir apertura de estomas aún en oscuridad.

Si bien el mecanismo que explica la respuesta estomática a la humedad relativa del aire es desconocido, la regulación de la apertura le posibilita a la planta restringir la pérdida excesiva de agua evitando que se desarrolle un estrés hídrico severo y mejorar la habilidad de usar eficientemente el agua del suelo. Esto reduce, inevitablemente la presión de CO_2 en los espacios intercelulares y en consecuencia la tasa de asimilación de CO_2 .

El ψ_a de la hoja tiene un efecto marcado en la apertura y cierre de los estomas, así cuando éste disminuye, los estomas tienden a cerrarse. Este efecto protector predomina durante una sequía, por sobre la admisión de CO_2 para la fotosíntesis. Los estomas también se cierran en respuesta a la señal que envían las raíces a medida que el suelo se seca, la que es transmitida a la hoja reduciendo de esta manera la pérdida de agua antes que la planta experimente estrés hídrico interno. Las evidencias indican que esta señal estaría relacionada con la síntesis de ácido abscísico (ABA) en raíces y también en hojas. En el caso de las raíces este mensajero químico es transportado vía xilema hacia la parte aérea. Sin embargo, aún resta investigar si el ABA es la única señal de estrés para el cierre estomático, o si su aumento en el xilema y el cierre estomático son eventos coincidentes con el control regulado por otras señales. La disminución de la conductancia estomática por efecto del ABA, involucra inhibición de los canales que permiten la entrada del K^+ y la activación de los que determinan su liberación, es decir que estimulan la reacción de cierre. A su vez el ABA aumenta la concentración de Ca^{++} en el citosol, el cual juega el rol de segundo mensajero en la inhibición de los canales de entrada de K^+ ; sin embargo, el Ca^{++} no afecta los canales de salida (Lambers *et al.*, 1998).

6.2. Factores incidentes en la transpiración

La transpiración es un proceso complejo controlado por un número de factores (mencionados precedentemente) que interactúan entre sí (Fig. 12), de modo tal que un cambio en uno de ellos no produce un cambio proporcional en la misma. La transpiración es estrictamente dependiente de las condiciones físicas que afectan la evaporación sólo cuando el grado de apertura de los estomas no cambia; sólo bajo estas condiciones la cantidad de agua perdida es proporcional al poder evaporante del aire.

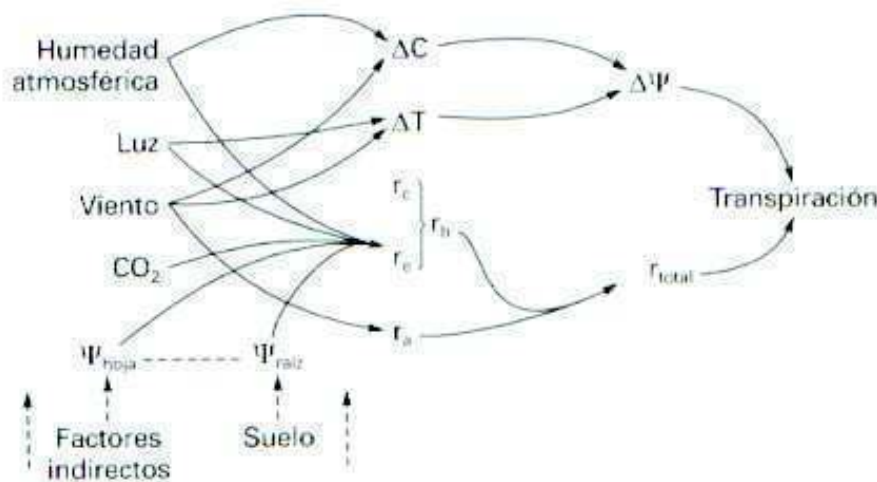


Figura 12. Factores que afectan la transpiración. ΔC , ΔT : gradiente de concentración y temperatura, r_c , r_h , r_a : resistencia de la cutícula, estomática, hoja y capa límite respectivamente (Azcón-Bieto & Talón, 2003).

La atmósfera terrestre plantea así un dilema para las plantas, pues por un lado es la fuente de CO_2 necesario para la fotosíntesis y por otro provoca la deshidratación al crear las circunstancias propicias para producir la pérdida de vapor de agua. La habilidad de regular la apertura estomática permite maximizar la fotosíntesis minimizando la transpiración, y así, las plantas se han adaptado encontrando un equilibrio entre el intercambio de CO_2 y la tasa de pérdida de agua.

6.3. Transpiración nocturna

Las especies en C_3 y C_4 usualmente cierran los estomas durante la noche debido a que durante su transcurso no se produce ganancia de carbono y porque así se minimizan las pérdidas por transpiración en ellas; sin embargo hay evidencias de que algunas especies (al menos 40 de ellas) mantienen una substancial conductancia estomática y transpiración durante la noche (Snyder *et al.*, 2003; Ludwig *et al.*, 2006). Este comportamiento de los estomas no sólo varía a través de las especies, sino también con los diferentes hábitats, siendo en los más húmedos donde las plantas tienen una mayor conductancia y transpiración durante la noche que se relacionan con los valores registrados por estas mismas durante el día (Snyder *et al.*, 2003). Así, en el caso de árboles del Cerrado del Brasil, la pérdida nocturna de agua varió entre un 15 a 22% de la diaria total (Bucci *et al.*, 2005).

Por otra parte, se le atribuye a la transpiración nocturna tanto los desequilibrios registrados entre el ψ_a de la planta y del suelo durante la estación seca, como también la limitación del rellenado de los reservorios durante la noche, antes del comienzo de la transpiración del día siguiente (Bucci *et al.*, 2005).

6.4. El rol de la transpiración

La transpiración es una inevitable consecuencia de la fotosíntesis; sin embargo, se ha argumentado que dicha pérdida es funcional a la planta en aspectos como el ascenso del agua, en aumentar la absorción de nutrientes y en ayudar a refrigerar las hojas. La transpiración acelera el movimiento en el xilema, pero parece poco probable que esto sea un requerimiento *per se*, dado que sólo el crecimiento de las células podría causar el ascenso lento del agua en el xilema aún en su ausencia. La transpiración sólo sirve para incrementar la velocidad y cantidad de agua que es movida y no hay evidencias de que altas tasas de dicha actividad sean benéficas (Hopkins, 1999).

En cambio, la transpiración podría beneficiar la distribución de nutrientes minerales absorbidos por las raíces, debido a que estos se mueven principalmente por el xilema. Sin embargo, el suministro de nutrientes es determinado por la tasa a la cual son absorbidos por las raíces y liberados en el xilema. Además, se ha demostrado que los minerales continúan circulando dentro de la planta, aún en ausencia de transpiración. El flujo en el xilema debido a la presión radical (en las plantas que la presentan), el crecimiento y el contraflujo en el floema serían suficientes para el suministro de minerales a larga distancia (Tanner & Beever, 2001).

Otro argumento a favor de la transpiración indica que tiene importantes efectos sobre la temperatura foliar al ser el principal componente del balance de energía de la hoja, pues a medida que el agua se evapora desde las superficies de las células del mesófilo, enfría la hoja y en ausencia de transpiración, la temperatura de hojas grandes podría aumentar hasta alcanzar niveles letales. El rol en el enfriamiento de las hojas es ejemplificado en la Tabla 3, a través del balance energético para una hoja de una mesófito típica. El calor latente de vaporización del agua es $44 \times 10^3 \text{ J mol}^{-1}$ y una hoja típica de una mesófito podría transpirar cerca de $4 \text{ mmol de agua m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. La energía consumida por la transpiración podría ser calculada como $(4 \times 10^{-3} \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}) \times (44 \times 10^3 \text{ J mol}^{-1}) = 176 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1} = 176 \text{ W m}^{-2}$. Si bien las hojas absorben grandes cantidades de radiación solar directa, parte de esta radiación no es usada en reacciones fotoquímicas tales como la fotosíntesis; pero en cambio podría significar un aumento en la ganancia de calor. Las hojas también intercambian energía con el medio que las rodea, absorbiendo e irradiando en el infrarrojo. En total una hoja irradiaría más energía en el infrarrojo que la que gana, dejando un intercambio neto negativo. Otra vía para disipar calor es por convección desde la hoja al aire que la rodea (Hopkins, 1999).

Tabla 3. Balance de energía para una hoja típica de una mesófito (Adaptada de Hopkins, 1999).

<i>Ganancia de energía</i>	<i>(W m⁻²)</i>
a. Radiación solar absorbida	+605
b. Intercambio neto infrarrojo	<u>-235</u>
c. Balance de radiación neta (a + b)	+370
<hr/>	
<i>Pérdida de energía</i>	
d. Pérdida por transpiración	-176
e. Pérdida por convección	<u>-194</u>
f. Balance	-370

La transpiración, en el caso de plantas xerófitas, no es tan importante en el balance energético y éste ha de equilibrarse aumentando la emisión de radiación infrarroja y las pérdidas de calor por conducción y convección, todas las cuales se incrementan al aumentar la temperatura. Además, una de las características adaptativas de las xerófitas con muy baja transpiración, es la de poder soportar temperaturas foliares muy elevadas (entre 40-50°C).

El enfriamiento de la hoja a través de la transpiración, es sólo benéfico a altas temperaturas, pero altas tasas transpiratorias pueden crear problemas para la planta si la pérdida de agua no se corresponde con la absorción; un limitado suministro de agua con frecuencia coincide con altas temperaturas. Por otra parte, a temperaturas del ambiente subóptimas, el enfriamiento de la hoja por transpiración debido a la apertura estomática acentúa aún más los efectos desfavorables de las bajas temperaturas. En consecuencia, el enfriamiento de la hoja debe ser considerado una consecuencia de la pérdida de agua que está inexorablemente asociado con la apertura estomática requerida para mantener fotosíntesis, más que un mecanismo de control de la temperatura foliar (Lambers *et al.*, 1998).

Finalmente, otro argumento que relativizaría los aspectos positivos de la transpiración es que rara vez se ha encontrado correlación entre ésta y crecimiento. Además, mientras algunas plantas pueden desarrollarse lentamente a humedades relativamente altas, muchas otras pueden completar su ciclo de vida, sin daño aparente, bajo condiciones de 100% de humedad relativa cuando la transpiración es mínima, siempre que se disponga de un suministro adecuado de agua y nutrientes.

7. Balance hídrico de la planta

Los procesos básicos involucrados en el balance hídrico de una planta son absorción, conducción y pérdida de agua, de manera que éste oscila continuamente entre positivo y negativo. Sólo si las tasas de estos procesos son ajustadas convenientemente, es posible que se pueda mantener un balance hídrico satisfactorio, al menos en el largo plazo.

Las fluctuaciones a corto plazo reflejan la interrelación de varios mecanismos reguladores, particularmente cambios en la apertura estomática, siendo dichas fluctuaciones marcadas durante el día, particularmente con cambios entre el día y la noche. En el día, el balance hídrico es normalmente negativo y suele restaurarse durante la noche si hay suficientes reservas de agua en el suelo, pero en períodos de sequía el contenido de agua en la planta no se reestablece completamente, de manera que el déficit se acumula día tras día hasta la ocurrencia de una lluvia. Una estrategia de las plantas para mantener un balance hídrico positivo, es reducir el grado y duración de la apertura estomática, lo cual las protege de déficit hídricos severos, lo cual es tratado en detalle en el capítulo siguiente.

7.1. Reservorios de agua

Los desbalances hídricos que con frecuencia ocurren en las plantas, dados por retrasos en la absorción respecto a las pérdidas por transpiración (Fig. 13), indican la existencia de resistencias al flujo de agua y almacenaje en el sistema. Las plantas tienen tejidos en la raíz, tallos u hojas en los cuales se acumula agua en forma transitoria, ya sea por períodos cortos o largos, dependiendo del tipo de planta y de las condiciones ambientales. Estos reservorios pueden servir para amortiguar déficits hídricos diarios o estacionales (Scholz *et al.*, 2004).

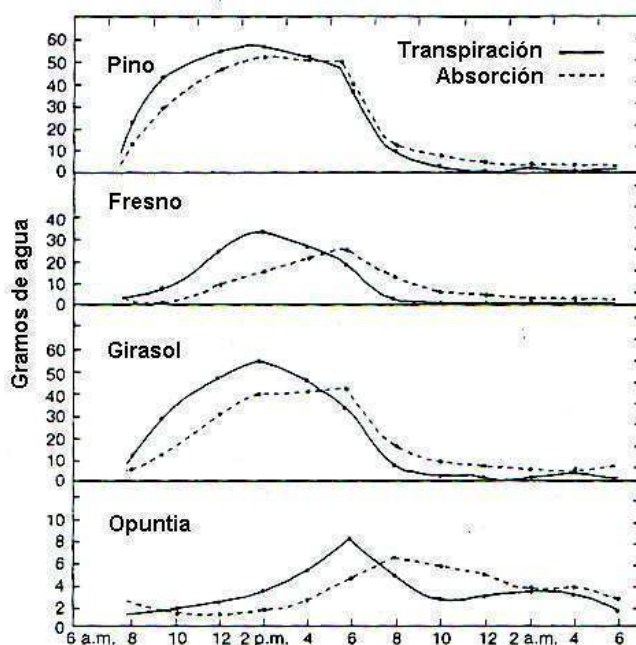


Figura 13. Retardo en la absorción con respecto a la transpiración para un día caluroso de verano para 4 especies que crecen en suelos húmedos (Adaptada de Kramer & Boyer, 1995).

En algunas especies, los reservorios están localizados en tejidos especializados, en otras en tejidos que también tienen un espectro más amplio de funciones, como la albura (xilema funcional) de los árboles que constituye la principal vía de transporte de agua a larga distancia. Los reservorios están conectados al xilema y la velocidad de intercambio entre ambos depende de las resistencias hidráulicas (Goldstein *et al.*, 2002).

En el caso de los árboles, además de las resistencias, la distancia desde el suelo aumenta la posibilidad para que se desarrollen déficits hídricos en las hojas del dosel durante períodos de alta demanda evaporativa. Una forma de minimizar los desbalances temporales entre el suministro de agua edáfica y la pérdida por transpiración, es la de utilizar el agua acumulada en los tejidos de los tallos que están relativamente cerca de los sitios de evaporación, evitando que el cierre estomático afecte la asimilación de carbono. La capacidad de los reservorios, además de variar con la especie, también aumenta con el tamaño de los árboles, sugiriendo que el agua de los mismos juega proporcionalmente un papel más importante en el mantenimiento del flujo a las hojas del dosel cuando más alto es el árbol (Goldstein *et al.*, 1998; 2002).

En el caso de las suculentas, el almacenaje de agua en los tallos permite que la transpiración continúe por varias semanas desde el cese de la absorción del suelo por las raíces. Un ejemplo es el de *Ferocactus acanthodes*, el cual contiene suficiente agua dentro del tallo para continuar con el normal intercambio de gases por 40 días, desde que el ψ_a del suelo cae por debajo del potencial del tallo (Nobel, 1977). Asimismo, cuando suceden períodos prolongados sin lluvias, el agua puede ser removilizada de los tejidos de almacenaje y proteger a los tejidos metabólicamente activos por varias semanas (Schulte & Nobel, 1989).

La contribución relativa de cada reservorio (y en consecuencia la distribución del déficit hídrico dentro de la planta), depende de las tasas relativas de suministro de agua al xilema desde los tejidos y el suelo. Así, mientras el suelo es en última instancia la fuente de agua para la transpiración, en ciertas escalas de tiempo puede no ser el más importante (Holbrook & Sinclair, 1992). En árboles de bosques tropicales, la contribución de los reservorios al consumo diario oscila entre el 9-15% (Goldstein *et al.*, 1998), en tanto que en coníferas de clima templado, varía entre el 6 y el 50% del agua perdida por transpiración y también varía según la disponibilidad de agua en el suelo (Waring *et al.*, 1979; Tyree & Yang, 1990). En ciertas circunstancias, el agua almacenada en el tallo puede ser importante para algunos árboles caducifolios durante la floración y el brotado de hojas durante la estación seca (Borchert, 1994), como en el caso del baobab (*Adansonia* sp) cuyas reservas son utilizadas durante la estación seca para el crecimiento de nuevas hojas y la transpiración cuticular, pero no permiten la apertura de los estomas antes de la estación de las lluvias (Chapotin *et al.*, 2006). En otros casos, el agua almacenada dentro de la gran médula parenquimatosa en el centro de los tallos de las plantas en roseta gigantes y caulescentes del género *Espeletia*, que crecen en el Páramo de Los Andes, permite que ocurra transpiración durante la mañana cuando la demanda evaporativa es alta, pero el suelo está aún congelado (Goldstein & Meinzer, 1983).

Por otro lado, si bien la cavitación es vista como un problema, a veces puede ser beneficiosa. Ha sido propuesto que ciclos diarios de cavitación seguidos por el rellenado de los elementos del xilema, pueden tener una influencia positiva en el balance hídrico de la hoja debido a la liberación transitoria del agua almacenada en la corriente transpiratoria (Grace, 1993). Esto puede reducir las fluctuaciones del ψ_a foliar, y desacoplar parcialmente la resistencia hidráulica total suelo-hoja de las del suelo y la raíz, corriente arriba del punto de liberación del agua. Como resultado de esto, los estomas “sensarían” una mayor conductancia que en ausencia de cavitación, lo cual permitiría una mayor tasa de intercambio de gases o al menos extender el período de máxima fijación de carbono (Meinzer, 2002).

8. Agradecimiento

Deseo agradecer especialmente la colaboración de M.Sc. Pamela D. Lerner por su valioso aporte a la mejora en la redacción de este capítulo.

9. Bibliografía

- Azcón-Bieto, J. & M. Talón. 2003. Fundamentos de fisiología vegetal. Edicions Universitat de Barcelona. MC Graw-Hill/ Interamericana. Barcelona. 522 p.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75:1437-1449.
- Brodribb, T.J. & N.M. Holbrook. 2006. Declining hydraulic efficiency as transpiring leaves desiccate: two types of response. *Plant, Cell Environ.* 29:2205-2215.
- Bucci, S.J., F.G. Scholz, G. Goldstein, F.C. Meinzer & L.S. Sternberg. 2003. Dynamic changes in hydraulic conductivity in petioles of two savanna tree species: factors and mechanisms contributing to the refilling of embolized vessels. *Plant, Cell Environ.* 26:1633-1645.
- Bucci, S.J., F.G., Scholz, G. Goldstein, F.C. Meinzer, A.C. Franco, P.I. Campanello, R. Villalobos-Vega, M. Bustamante & F. Miralles-Wilhelm. 2006. Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savannah trees. *Plant, Cell Environ.* 29:2153-2167.
- Bucci, S.J., G. Goldstein, F.C. Meinzer, A.C. Franco, P. Campanello & F.G. Scholz. 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees* 19:296-304.
- Burgess, S.S.O., M.A. Adams, N.C. Turner & C.K. Ong. 1998. The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* 115:306-311.
- Burgess, S.S.O., M.A. Adams., N.C. Turner & C.K. Ong. 2001. Tree roots: conduits for deep recharge of soil water. *Oecologia* 126:158-165.
- Burgess, S.S.O. & T.E. Dawson. 2004. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant, Cell Environ.* 27:1023-1034.
- Cadwell, M.M., T.E. Dawson & J.H. Richards. 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 113:151-161.
- Cadwell, M.M. & J.H. Richards. 1989. Hydraulic lift water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by roots. *Oecologia* 79:1-5.
- Canny, M.J. 1998. Applications of the compensating pressure theory of water transport. *Am. J. Bot.* 85:897-909.
- Cavelier, J. & G. Goldstein. 1989. Mist and fog interception in elfin cloud forest in Colombia and Venezuela. *J. Trop. Ecol.* 5:309-322.
- Chapotin, S.M., J.H. Razanameharizaka & N.M. Holbrook. 2006. Baobab trees (*Adansonia*) in Madagascar use stored water to flush new leaves but not to support stomatal opening before the rainy season. *New Phytol.* 169:549-559.

- Domec, J.-C., F.G. Scholz, S.J. Bucci, F.C. Meinzer, G. Goldstein, R. Villalobos-Vega. 2006. Diurnal and seasonal variation in root xylem embolism in neotropical savanna woody species: impact on stomatal control of plant water status. *Plant, Cell Environ.* 29:26-35.
- Emerman, S.H. & T.E. Dawson. 1996. Hydraulic lift and its influence on the water content of the rhizosphere: an example from sugar maple, *Acer saccharum*. *Oecologia* 108:273-278.
- Goldstein, G., J.L. Andrade, F.C. Meinzer, N.M. Holbrook, J. Cavelier, P. Jackson, & A. Celis. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell Environ.* 21:397-406.
- Goldstein, G. & F. Meinzer. 1983. Influence of insulating dead leaves and low temperatures on water balance in an Andean giant rosette plant. *Plant, Cell Environ.* 6:649-656.
- Goldstein, G., F.C. Meinzer & J.L. Andrade. 2002. El flujo en los árboles del dosel: mecanismos y patrones. In: M.R. Guariguata & G.H. Kattan (eds) *Ecología y conservación de bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional. Cartago. Costa Rica. pp. 251-270.
- Grace, J. 1993. Consequences of xylem cavitation for plant water deficits. In: *Water deficits plant response from cell to community*. J.A.C. Smith & H. Griffiths (eds). Environmental plant biology series. Bios Scientific Publishers. pp. 109-128.
- Holbrook, N.M. & T.R. Sinclair. 1992. Water balance in the arborescent palm. *Sabal palmetto*. II. Transpiration and stem water storage. *Plant, Cell Environ.* 15:401-409.
- Hölttä, T., T. Vesala, M. Perämäki & E. Nikinmaa. 2006. Refilling of embolised conduits as a consequence of 'Münch water' circulation. *Funct. Plant Biol.* 33:949-959.
- Hopkins, W.G. 1999. *Introduction to plant physiology*. 2nd. J. Wiley & Sons, INC. New York, Chichester, Weinheim, Brisbane, Singapore, Toronto. 512 p.
- Horton, J.L. & S. Hart. 1998. Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process. *Trees* 13:232-235.
- Kramer, P.J. & J.S. Boyer. 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press, INC. San Diego. New York. Boston. London. Sydney. Tokyo. Toronto. 495 p.
- Lambers, H., F.S. Chapin III & T.L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer. New York. Berlin. Heidelberg. Barcelona. London. Milan. Paris. 540 p.
- Larcher, W. 1995. *Physiological plant ecology. Ecophysiological and stress physiology of functional groups*. Springer. Berlin. Heidelberg. New York. Barcelona. London. Milan. Paris. 506 p.
- Lemcoff, J.H., F. Ling & P.M. Neumann. 2006. Short episodes of water stress increase barley root resistance to radial shrinkage in a dehydrating environment. *Physiol. Plant.* 127:603-611.
- León, M.F. & F.A. Squeo. 2004. Levantamiento hidráulico: La raíz del asunto. In: *Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuesta a estrés en los ecosistemas*. H.M. Cabrera (ed). EUV, Valparaíso (Chile). pp. 99-109.
- Ludwig, F., R.A. Jewitt & L.A. Donovan. 2006. Nutrient and water addition effects on day- and night-time conductance and transpiration in a C₃ desert annual. *Oecologia* 148:219-225.
- Medrano, H. & J. Flexas. 2003. Relaciones hídricas de las plantas. En: *La Ecofisiología vegetal: Una ciencia de síntesis*. M.J. Reigosa, N. Pedrol & A. Sánchez-Moreiras (eds). Thompson, Parainfo S.A. 1141-1174.
- Meinzer, F.C. 2002. Co-ordination of vapour and liquid phase water transport properties in plants. *Plant, Cell Environ.* 25:265-274.

- Mencuccini, M. 2003. The ecological significance of long-distance water transport: short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant, Cell Environ.* 26:163-182.
- Moreira, M.Z., F.G. Scholz, S.J. Bucci, L.S. Sternberg, G. Goldstein, F.C. Meinzer & A.C. Franco. 2003. Hydraulic lift in a neotropical savanna. *Funct. Ecol.* 17:573-581.
- Nobel, P.S. & G.B. North. 1993. Rectifier-like behaviour of root-soil systems: new insights from desert succulents. *In: Water deficits plant response from cell to community.* J.A.C. Smith & H. Griffiths (eds). Environmental plant biology series. Bios Scientific Publishers. pp. 163-176.
- Nobel, P.S. 1977. Water relations and photosynthesis of a barrel cactus, *Ferocactus acanthodes*, in the Colorado desert. *Oecologia* 27:117-133.
- Nobel, P.S. 1991. Physicochemical and environmental plant physiology. Academic Press, INC. San Diego. New York. Boston. London. Sydney. Tokyo. Toronto. 635p.
- Nobel, P.S. 1996. Ecophysiology of roots of desert plants, with special emphasis on agaves and cacti. *In: Plant roots: The hidden half.* Y. Waisel, A. Eshel & U. Kafkaki (eds). Marcel Dekker, INC. New York. pp. 823-858.
- Pockman, W.T. & J.S. Sperry. 2000. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation. *Am. J. Bot.* 87:1287-1299.
- Richards, J.H. & M.M. Cadwell. 1987. Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 73:486-489.
- Salisbury, F.B. & C.W. Ross. 1994. Fisiología vegetal. Grupo Editorial Iberoamericana S.A. de C. V: México. 759 p.
- Salleo, S., P. Trifilò & M.A. Lo Gullo. 2006. Phloem as a possible major determinant of rapid cavitation reversal in stems of *Laurus nobilis* (laurel). *Funct. Plant Biol.* 33:1063-1074.
- Scholz, F.G., S.J. Bucci, G. Goldstein, M. Moreira, L. Sternberg & F.C. Meinzer. 2004. Redistribución hidráulica de agua del suelo por árboles de sabanas neotropicales. *In: Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuesta a estrés en los ecosistemas.* H.M. Cabrera (ed). EUV, Valparaíso (Chile). pp. 207-219.
- Schulte, P.J. & P.S. Nobel. 1989. Responses of a CAM plant to drought and rainfall: capacitance and osmotic pressure influences on water movement. *J. Exp. Bot.* 40:61-70.
- Sperry, J.S. 1995. Limitations on stem water transport and their consequences. *In: Plant stems. Physiology and functional morphology.* B.L. Gartner (ed). Academic Press, San Diego. pp. 105-124.
- Stuedle, E. & C.A. Peterson. 1998. How does water get through roots? *J. Exp. Bot.* 49:775-788.
- Snyder, K.A., J.H. Richards & L.A. Donovan. 2003. Night-time conductance in C₃ and C₄ species: do plants lose water at night?. *J. Exp. Bot.* 54:861-865.
- Taiz, L. & E. Zeiger. 2006. Plant physiology. 4th ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. 764 p.
- Taleisnik, E., G. Peyrano, A. Córdoba & C. Arias. 1999. Water retention capacity in root segments differing in the degree of exodermis development. *Ann. Bot.* 83: 19-27.
- Tanner, W. & H. Beevers. 2001. Transpiration, a prerequisite for long-distance transport of minerals in plants? *Proc. Nac. Acad. Sci. USA (PNAS)* 98:9443-9447.

- Tyree, M.T. & J.S. Sperry. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 40:19-38.
- Tyree, M.T. & S. Yang. 1990. Water storage capacity of *Thuja*, *Tsuga* and *Acer* stems measured by dehydration isotherms: The contribution of capillary water and cavitation. *Planta* 182:420-426.
- Wan, C., R.E. Sosebee & B.L. McMichael. 1993. Does hydraulic lift exist in shallow - rooted species?. A quantitative examination with a half-shrub *Gutierrezia sarothrae*. *Plant Soil* 153:11-17.
- Waring, R.H., D. Whitehead & P.G. Jarvis. 1979. The contribution of stored water to transpiration in Scots pine. *Plant, Cell Environ.* 2:309-317.
- Wilson, C.J. & R.B. Jackson. 2006. Xylem cavitation caused by drought and freezing stress in four co-occurring *Juniperus* species. *Physiol. Plant.* 127:374-382.

LAS PLANTAS FRENTE A LA LIMITACION HIDRICA

5

Alberto Daniel Golberg

1. El estrés: conceptos básicos

1.1. Síntomas generales y específicos del estrés

1.2. Cambios en la expresión génica como consecuencia del estrés

2. Estrés y producción de especies reactivas de oxígeno

3. Respuesta de las plantas al estrés

4. Estrés hídrico

5. ¿Cómo se produce la sequía?

5.1. Consecuencias fisiológicas de la sequía presentada

6. ¿Cómo afecta el estrés hídrico al crecimiento de las plantas?

7. ¿La fotosíntesis es el primer proceso fisiológico inhibido por el estrés hídrico?

8. Características que capacitan a las plantas a escapar o resistir a la sequía con énfasis especial en plantas cultivadas

9. ¿Se dispone de métodos para disminuir el impacto de la sequía en los cultivos?

10. Contribución del mejoramiento vegetal a la resistencia-tolerancia a la sequía

11. Conclusiones

12. Bibliografía

Apéndice: La fotosíntesis: el proceso más importante de la naturaleza

La denominación más frecuente con la que se reconoce la limitación hídrica cuando se la relaciona con las plantas, es sequía -drought, en inglés; sécheresse, en francés-. Como se verá más adelante, esta sequía puede suceder de diferentes maneras y tener distinta intensidad, con lo cual, el impacto sobre el crecimiento de las plantas será diferente. También la respuesta de la planta ante el efecto de la sequía será disímil, dependiendo en última instancia de su dotación genética. Pero antes de continuar con el tema fundamental del presente capítulo, resulta interesante realizar una reseña del concepto de estrés.

1. El estrés: conceptos básicos

Los biólogos vegetales incluyen generalmente a la sequía bajo una denominación más amplia: el estrés, de esta manera la sequía suele recibir el nombre de estrés hídrico.

El término estrés pudo haber sido incorporado al diccionario de la Real Academia a partir de la palabra latina stringere (Larcher, 2000) que significa sufrimiento, aunque los que trabajan en Fisiología Vegetal tal vez estén más familiarizados con la palabra inglesa stress. De acuerdo con Levitt (1972), quien tomó el concepto de stress de la Física, el término alude a: “*Cualquier fuerza que actúa sobre un cuerpo y provoca una tensión o deformación del mismo*”; dándole a este término un sentido

biológico, establece que el estrés es “*Un factor externo que actúa sobre un organismo provocando modificaciones (respecto de su funcionamiento normal) de naturaleza física y/o química*. El significado del concepto normalidad, central en la definición de Levitt (1972) pues el estrés es ocasionado en el organismo por el apartamiento de ese estado, ha sido objeto de infinidad de polémicas, agregarnos a estas no es el propósito de este capítulo.

Suscribiendo la definición precedente, cabría realizar en primer lugar una subdivisión, introduciendo los términos biótico y abiótico, correspondiendo el primero a agentes biológicos (enfermedades originadas por hongos, bacterias o virus; competencia producida por malezas, etc.). El término abiótico se refiere a factores no biológicos; Levitt (1972) los denomina factores fisicoquímicos. Esta denominación involucra a todos los factores físicos y químicos del ambiente que pueden alterar el estado de normalidad del organismo. Respecto de estos últimos Levitt (1972) realiza un listado:

- La temperatura involucra varios aspectos: la acción de las altas y bajas temperaturas. El efecto de las bajas temperaturas pero por arriba del 0°C (enfriamiento), se diferencia de las que tienen que ver con el punto de congelamiento del agua o por debajo de este, caso que se lo conoce como helada.
- El agua puede actuar como factor de estrés tanto cuando resulta limitante para el crecimiento de las plantas (sequía), como cuando resulta excesiva (anegamiento).
- La radiación como agente de estrés es dividida, de acuerdo a su longitud de onda en: infrarroja, visible, ultravioleta e ionizante.
- Dentro de los factores químicos menciona a las sales o iones, los gases, herbicidas, insecticidas, a los que cabría agregar el estrés nutricional provocado por deficiencias de los elementos que las plantas requieren para su crecimiento.
- Entre otros factores físicos mencionados, el más importante es el viento.

En realidad el estrés es omnipresente en la mayoría de las tierras cultivables del mundo; de acuerdo con Blum (1988), sólo el 10% de las tierras arables pueden ser categorizadas como libres de estrés. El 20% presenta alguna clase de estrés mineral -denominado químico-, 26% es afectada por deficiencia de agua y el 15% por temperaturas bajas. En realidad, aún en ambientes propicios para la producción agrícola, los cultivos pueden estar sometidos durante un período a algún estrés.

El estrés ambiental (Blum, 1988), (llamado fisicoquímico por Levitt (1972) y abiótico en la presente revisión muestra que en muchos casos, no existe uniformidad en la terminología empleada por diferentes autores), es el principal factor responsable de las diferencias de niveles que se registran entre los rendimientos potenciales y los reales.

1.1. Síntomas generales y específicos del estrés

Los organismos responden de manera diferente a un agente estresante dependiendo de su forma de reacción (Larcher, 2000) la cual está determinada genéticamente. Por otra parte, la naturaleza e intensidad de respuesta de diferentes genotipos de una misma especie puede variar de manera importante, dependiendo esto de la edad de la planta, su nivel de adaptación a un determinado estrés y estado de desarrollo. La disyuntiva de que una planta esté o no sufriendo el efecto de un determinado estrés sólo puede ser dilucidada si se toma como referencia su comportamiento normal.

El comportamiento anormal puede ser reconocido mediante una variedad de síntomas que anuncian la pérdida de estabilidad (Larcher, 2000). Los síntomas pueden dividirse entre efectos específicos del estrés y no específicos. Un ejemplo de los primeros es el caso de las altas irradiancias que dañan directamente los tilacoides en los cloroplastos o bien la acción de altas concentraciones de metales pesados que afectan a distintas enzimas. El síntoma también puede reconocerse mediante mecanismos específicos de reparación del daño, como ser la síntesis de proteínas de estrés o de determinadas isoenzimas.

Un síntoma puede ser considerado como no específico si no puede ser relacionado de alguna manera con la naturaleza del agente de estrés. Sobre estos síntomas existen numerosos ejemplos, citaremos los cambios en la actividad enzimática (especialmente de peroxidasas, glutadiona reductasa, dehidroascorbato reductasa, nitrato reductasa), biosíntesis de poliaminas; síntesis y acumulación de sustancias antioxidantes como el ácido ascórbico y el tocoferol; síntesis de osmóticos compatibles como la prolina, la betaína y los polialcoholes, compuestos localizados en el citosol. Los osmóticos compatibles contribuyen en caso de estrés hídrico o por temperaturas debajo de 0°C a mantener el equilibrio osmótico del citosol con las vacuolas y a la estabilidad de las estructuras membranas. También se sintetizan numerosos compuestos del metabolismo secundario como polifenoles y antocianinas.

Un síntoma muy notorio es la aparición o el aumento de la concentración de algunas hormonas, las cuales debido a su relación con los agentes estresantes suelen denominarse hormonas de estrés: etileno, ácidos abscísico y jasmónico.

Asimismo los estreses producen alteraciones del potencial de membrana, lo cual modifica el transporte de sustancias a través de ellas, disminución de la tasa fotosintética y aumento de la respiración. Hecho que no se compatibiliza con la producción de energía celular dado que puede producirse un desacoplamiento del ciclo de Krebs de la cadena de transporte de electrones, y por lo tanto hay una menor producción de ATP. La reducción de la tasa fotosintética, conjuntamente con el aumento de la respiración tiene como consecuencia una menor producción de materia seca.

1.2. Cambios en la expresión génica como consecuencia del estrés

La inducción de cambios en el metabolismo y el desarrollo en muchos casos pueden ser atribuidos a modificaciones en los patrones de expresión génica (Bray *et al.*, 2000). La cadena de eventos producidos por el estrés se inicia cuando la planta reconoce al estrés, este reconocimiento se da a nivel celular. Una vez reconocido el estrés, se activarán las vías de transducción que transmitirán la información a través de la planta. En última instancia, los cambios en la expresión génica, iniciados en la célula, serán integrados dentro de una respuesta a nivel de toda la planta, modificándose los patrones de crecimiento, desarrollo y aún su capacidad reproductiva.

No se conoce mucho de los mecanismos mediante los cuales la célula reconoce al estrés pero existen considerables evidencias de que en la regulación de su respuesta están involucradas las hormonas -ácido abscísico, jasmónico y etileno-, y mensajeros secundarios como el Ca^{2+} .

Como respuesta al estrés, algunos genes son sobrepresados, mientras que otros son reprimidos. Las proteínas inducidas por los agentes estresantes a través de su acción sobre ciertos genes, se acumularán como respuesta a condiciones desfavorables. La acumulación de los productos de la acción génica también puede ser regulada por mecanismos que suceden a nivel postranscripcional, los cuales aumentan la cantidad de ARNm y el mecanismo de traducción, estabilizan las proteínas y alteran su actividad, pudiendo ocurrir una combinación de ambos procesos.



Figura 1. Reconocimiento y transducción de la señal de diferentes estreses a nivel celular y respuestas de la planta entera (Adaptada de Bray *et al.*, 2000).

2. Estrés y producción de especies reactivas de oxígeno

Una característica común a diferentes estreses es su capacidad para producir especies reactivas de oxígeno (ERO) en los tejidos. Los compuestos señalados en la Tabla 1 no son los únicos EROs que aparecen en la literatura, así Bray (2000), cita, además a los radicales hidroxilo OH y perhidroxilo O_2H .

Tabla 1. Factores de estrés y especies reactivas de oxígeno (EROs) que producen (Adaptada de Polle & Rennenberg, 1993).

Factor de estrés	EROs producidas
Altas irradiancias	$O_2^{\cdot-}$, 1O_2 , H_2O_2
Frío	$O_2^{\cdot-}$, 1O_2
Sequía	$O_2^{\cdot-}$
Deficiencias nutricionales	$O_2^{\cdot-}$
Heridas	$O_2^{\cdot-}$
Patógenos	H_2O_2
Ozono	$O_2^{\cdot-}$, $O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 , peróxidos orgánicos
Dióxido de azufre	$O_2^{\cdot-}$, H_2O_2

$O_2^{\cdot-}$: Anión Superóxido; 1O_2 : Oxígeno singlet; H_2O_2 : Peróxido de Hidrógeno

Una de las causas frecuentes de la producción de EROs en la célula vegetal sucede frente a un estrés que como el hídrico, produce el cierre de estomas, en esa circunstancia se ralentiza el flujo de CO_2 que irá a carboxilar la ribulosa di fosfato en el ciclo de Calvin-Benson (ver apéndice al final del capítulo). Como el funcionamiento de los fotosistemas no será inhibido al menos en las primeras instancias del estrés, los cloroplastos recibirán una sobrecarga de energía debido a la continuidad de la

absorción del flujo fotónico; los fotosistemas no podrán procesar dicho flujo debido a que la cadena de eventos que continúan en el ciclo de Calvin-Benson no funciona o lo hace a un ritmo menor que en condiciones normales.

La célula vegetal en situaciones como la descrita precedentemente, tiene formas de procesar el exceso de energía, el modelo podría asimilarse al funcionamiento del vertedero de una represa: cuando el agua alcanza una cota que amenaza la estructura de la obra, el vertedero canaliza el exceso de agua disminuyendo el peligro, así las vías auxiliares de las células tiene pasos metabólicos que pueden evitar o disminuir la sobrecarga energética, cuando dichas vías no alcanzan a canalizarla eficientemente, esta es conducida hacia la síntesis de los EROs, con serios riesgos para la estabilidad de las estructuras celulares, sobre todo las membranas. Sin embargo, aún en esa última instancia, la célula posee recursos para anular o atenuar el efecto de los EROs mediante la acción de compuestos antioxidantes como el tocoferol, el ácido ascórbico o enzimas como la superóxido dismutasa.

3. Respuesta de las plantas al estrés

Siguiendo con la propuesta de Levitt (1972) sobre la similitud del concepto de estrés en física y en biología, el mismo autor introduce la noción de deformación plástica y elástica y de módulo de elasticidad como resultante de la relación entre el estrés y la deformación a la cual ha sido sometido el cuerpo. Desde ese punto de vista, cuando más elástico es el cuerpo -lo cual significa que una vez cesado el estrés, el cuerpo regresa a su forma original- mayor será su módulo de elasticidad (M), formulado en términos físicos como $M = \text{estrés}/\text{deformación}$. Después del cese del estrés, el cuerpo -organismo, órgano, etc.- puede sufrir una deformación -modificación de sus funciones fisiológicas- de carácter permanente.

Utilizando la terminología propuesta por Levitt (1972), Hsiao & Bradford (1983) construyeron un diagrama (Fig. 2) en el cual se muestra la evolución del grado de deformación, conforme aumenta la intensidad del estrés. En él puede observarse que la planta pasa por sucesivas etapas las cuales son mostradas en el margen derecho del diagrama.



Figura 2. Relación entre la intensidad del estrés y el grado de deformación (Adaptada de Bradford & Hsiao, 1982).

Otra manera interesante de mostrar las respuestas de las plantas respecto del estrés -en este caso duración- la encontramos en Larcher (2000). La Figura 3 exhibe las diferentes fases de las plantas

frente a un evento de estrés. En primer término sucede una fase de alarma, donde los factores de estrés desestabilizan estructuras y funciones de la planta. Esta fase donde la intensidad del estrés es aún baja puede ser superada por medio de una reacción al mismo; se producen disturbios funcionales que pueden ser vencidos mediante una respuesta de restitución la que provocará por parte de la planta compensaciones, dichas compensaciones conducen a una etapa de rusticación. De subsistir la exposición al estrés, la planta desarrolla un alto grado de resistencia, lo cual pueda llevar a una nueva estabilidad, (fase de ajustamiento). Si el estrés subsistiese se alcanza la fase de agotamiento en la cual la planta sufre daños irreversibles.

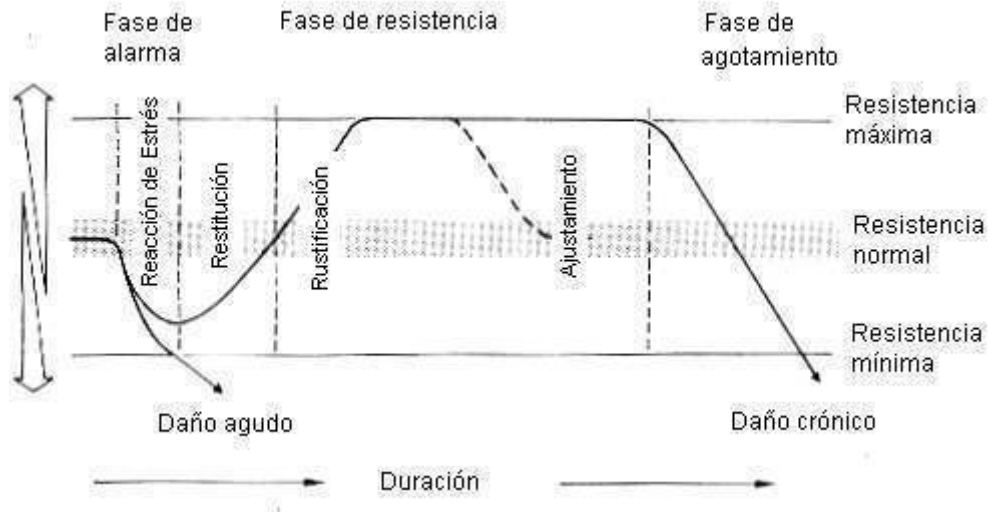


Figura 3. Diagrama de las fases por las que atraviesan las plantas conforme se intensifica el estrés (Adaptada de Larcher, 2000). Ver más aclaraciones en el texto.

4. Estrés hídrico

El estrés hídrico constituye sin duda una de las principales causas de la limitación del rendimiento potencial –el máximo que puede alcanzar un determinado genotipo cuando no intervienen factores de estrés tanto abióticos como bióticos. En la Figura 4 puede observarse cuan estrecha es la relación entre la precipitación anual y el rendimiento del maíz tanto en grano como en forraje.

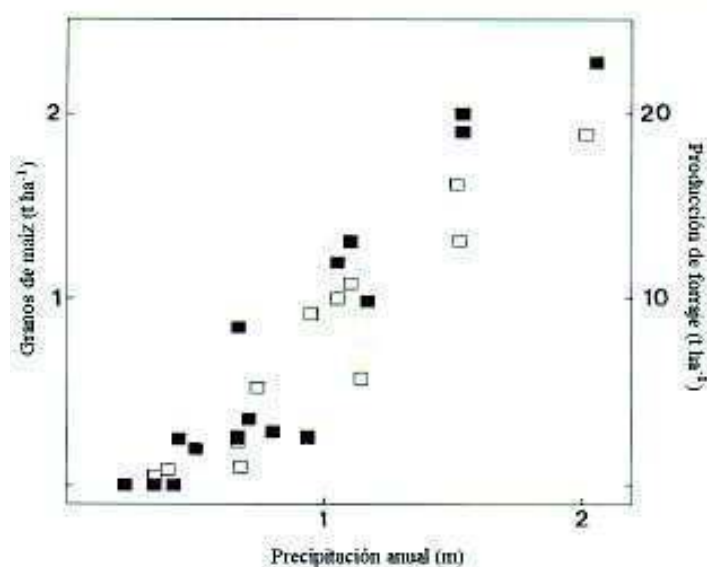


Figura 4. Relación entre el rendimiento en grano y en forraje del maíz respecto de la precipitación anual en el sudeste de Kenia (Adaptada de Monteith & Elston, 1993).

El agua conjuntamente con la temperatura son los dos factores abióticos que más influencia ejercen sobre la localización de los cultivos (Fig. 5) y la vegetación en general.

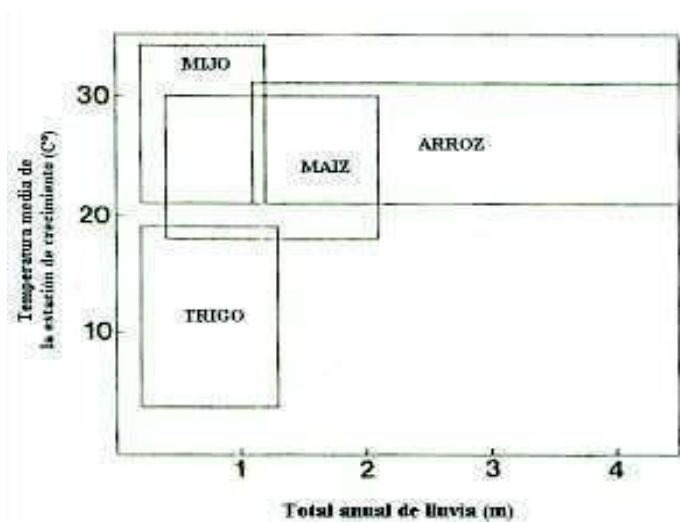


Figura 5. Nichos climáticos de cuatro cultivos importantes (Adaptada de Monteith & Elston, 1993).

Como se ha explicado en el capítulo 4, el agua fluye a través de la planta siguiendo una vía que comienza en la zona del suelo a partir del cual las raíces la absorben y concluye ya en fase vapor a algunos centímetros por arriba de la superficie foliar, esta ruta del agua determinada por la transpiración recibe el nombre de continuum. De la impresionante cantidad de agua que fluye a través de una planta. Como ejemplo puede citarse que una sola planta de maíz requiere 225 l de agua para producir 1 kg de materia seca, lo que significa que del total del agua que fluyó por el continuum sólo el 1% va a formar parte de la materia vegetal (Salisbury & Ross, 1992).

Las plantas no tienen como los representantes del reino animal un órgano que impulsa la circulación de los fluidos a través del cuerpo, la circulación de la solución -muy diluida- que circula por el xilema se realiza de manera totalmente pasiva impulsada por el proceso físico denominado transpiración (ver capítulo 4). En esa vía de circulación que en árboles muy altos como las *Sequoias* o los *Eucaliptos* puede alcanzar más de cien metros, sólo hay un mínimo espacio que representa el 1% de la superficie de la hoja (Salisbury & Ross, 1992) por donde el agua fluye en fase vapor hacia la atmósfera, a través del poro estomático. Situándolos en un contexto evolutivo, los estomas son estructuras maravillosas pues han permitido el paso de las plantas de los ambientes acuáticos a las superficies emergentes del planeta donde al agua almacenada en el suelo es generalmente un recurso escaso.

5. ¿Cómo se produce la sequía?

Las plantas sufren sequía porque el agua contenida en el suelo va disminuyendo hasta límites tales que pueden deteriorar de manera permanente las estructuras celulares, en primer término las membranas, y perturbar, de modo que puede llegar a ser irreversible los procesos metabólicos, por inactivación de algunas enzimas que son cruciales para el metabolismo vegetal. Una de estas enzimas es la nitrato reductasa (Golberg *et al.*, 1995), responsable de la reducción del NO_3^- en NO_2^- y de esta manera interfiriendo en todo el metabolismo nitrogenado hasta la misma síntesis de proteínas.

Resulta muy obvio decir que la limitación hídrica en la planta es un reflejo de lo que sucede en el suelo, sin embargo debemos asumir esta obviedad para poder iniciar nuestro relato. De acuerdo con Slatyer (1967) la diferencia del contenido de agua en el suelo (ΔW) entre dos intervalos de tiempo será:

$$\Delta W = P - (O + U + E)$$

Donde P (precipitación) viene a ser la ganancia de esta contabilidad -a la cual habría que agregar el valor de la irrigación en caso de que la hubiera- y los términos encerrados por el paréntesis son las pérdidas producidas por escorrentía (O), esto es el agua que corre por la superficie del suelo o de manera subsuperficial sin penetrar en este, U representa el agua que drena más allá de la zona de raíces y E la pérdidas por evapotranspiración: incluye la evaporación directa desde la superficie del suelo y la que sucede por transpiración. Después de acaecida una lluvia y luego de producidas las pérdidas por O y U, lo cual sucede en lapsos relativamente cortos, ΔW estará determinado sólo por el valor de E. En un cultivo, por ejemplo, el valor de la componente evaporación respecto de transpiración va depender fundamentalmente del estado de crecimiento del cultivo. En los primeros estadios del cultivo, cuando este deja sin cubrir buena parte de la superficie del suelo, la evaporación primará sobre la transpiración. En el momento de máximo desarrollo del cultivo, cuando este cubre totalmente el suelo, la transpiración alcanzará valores netamente superiores a los de la evaporación del suelo.

Luego de una lluvia abundante la evolución del estado hídrico del suelo y de la planta representados por sus respectivos potenciales agua (Ψ_a) se da de acuerdo a lo exhibido por la Figura 6 (Slatyer, 1967). Esta gráfica asume que las mismas condiciones de evapotranspiración se mantienen a lo largo de los seis días que se consignan. La curva superior, marcada mediante un trazo continuo, muestra la paulatina disminución del potencial agua del suelo, a medida que este se seca, a partir de un límite superior que Slatyer fija en un valor correspondiente a 0 bares pero que en realidad es muy difícil de alcanzar pues dicho límite está representado por la máxima cantidad de agua que el suelo puede retener una vez que drenó el agua gravitacional -aquella que fluye más allá de la zona de raíces- y escurrió el agua de escorrentía. Además, aún cuando no hubieran aún ocurrido estos dos procesos, 0 bar (ó 0 MPa), corresponde al Ψ_a del agua pura y aunque la solución del suelo es por lo general muy

diluida, siempre contiene iones y otros solutos osmóticamente activos que disminuyen su potencial osmótico (Ψ_o) y por consiguiente el Ψ_a . Dicho límite en realidad debería tener un valor de -0.3 bares (-0.03 MPa) y corresponde a la constante edáfica denominada capacidad de campo.

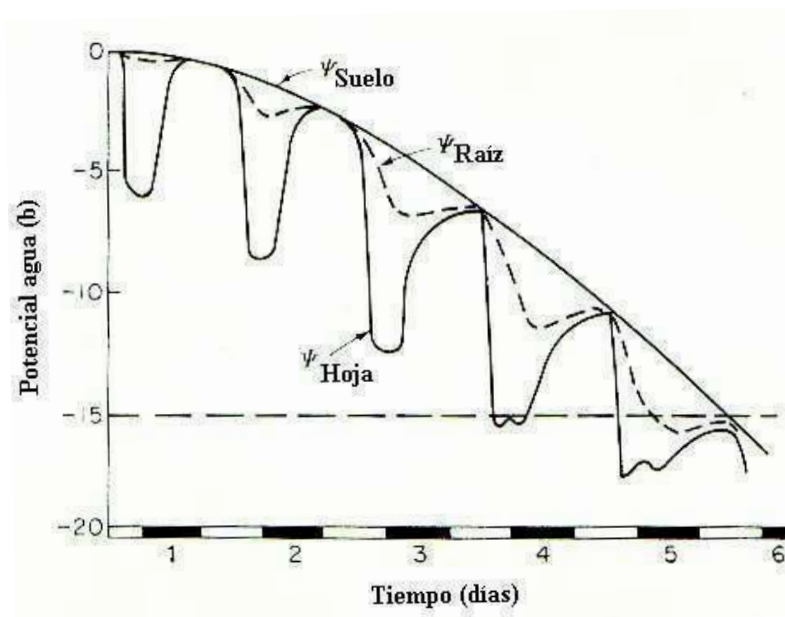


Figura 6. Representación esquemática de cambios en Ψ_a edáfico, foliar y de la raíz. La línea horizontal indica el valor del Ψ_a cuando ocurre el marchitamiento de la hoja (Adaptada de Slatyer, 1967).

Las otras dos curvas muestran la evolución de Ψ_a correspondiente a la raíz (línea punteada) y a la hoja (línea llena), se asume que cada día la transpiración tiene lugar durante 12 horas y cesa durante las restantes. Puede observarse que cuando el suelo está aún húmedo (días 1 y 2), no son necesarias grandes diferencias entre el Ψ_a del suelo y de la raíz para mantener el flujo del agua en la planta, tan rápido como la transpiración cesa se produce una rápida recuperación del contenido hídrico de la planta y el Ψ_a de la raíz y de la hoja se igualan y hacia el amanecer se tiene que Ψ_a foliar = Ψ_a raíz = Ψ_a suelo. Dado que el suelo continúa secándose (días 3 y 4), la conductividad hidráulica de este disminuye rápidamente, por tal razón se requiere un gradiente más empinado (una diferencia mayor Ψ_a suelo - Ψ_a raíz) para mantener el flujo de agua. En el cuarto día el cierre estomático parcial retarda el flujo, a pesar de esto durante la noche todavía sucede la recuperación de los respectivos Ψ_a aunque la igualdad Ψ_a foliar = Ψ_a raíz = Ψ_a suelo se da a un valor de Ψ_a menor.

A medida que el contenido relativo de agua (CRA) disminuye, también lo hace el potencial de turgencia (Ψ_t) de las células foliares y la hoja puede comenzar a manifestar signos de marchitez -la hoja toma una apariencia progresivamente más péndula- dependiendo esto de sus características estructurales. Slatyer (1967) estima que cuando se alcanza el punto en que Ψ_t de las células foliares es igual a 0, es decir que Ψ_a foliar = Ψ_o foliar, siendo Ψ_o el potencial osmótico (ver capítulo 1), la planta estaría en un estado de marchitez permanente y el Ψ_a suelo correspondiente a ese punto recibe el nombre de punto de marchitez permanente (PMP), el cual aparece marcado en la gráfica mediante la línea horizontal punteada, trazada en un valor de Ψ_a de -15 bares (-1.5 MPa). La denominación de marchitez permanente puede prestarse a confusiones pues parecería que la planta no podría recuperarse al alcanzar ese punto, sin embargo, de sobrevenir una lluvia o si se efectuara un riego, la planta podría recuperarse sin gran deterioro de los procesos metabólicos y fisiológicos siempre y cuando la sequía no haya sido muy prolongada, dependiendo esta recuperación de la tolerancia del

genotipo en cuestión. Otra digresión que cabría hacer a propósito del PMP es que el umbral de -1.5 MPa no comprende a todas las plantas, muchos genotipos, sobre todo aquellos adaptados a condiciones de aridez o de semiaridez pueden continuar absorbiendo agua hasta valores muy por debajo del PMP, sin embargo las especies mesófitas -la mayoría de las especies cultivadas- se comportan de manera bastante aproximada a lo mostrado en la gráfica de Slatyer (1967).

Puede observarse en la gráfica que en el día 4 el Ψ_a foliar ha descendido por abajo del PMP durante varias horas, este hecho representa una marchitez transitoria que puede ocurrir incluso en un cultivo bien regado cuando la demanda evaporativa de la atmósfera al haber baja humedad relativa y alto déficit de presión de vapor (DPV), resulta muy elevada. El día 5 también Ψ_a suelo cae por debajo del PMP durante varias horas y es imposible que Ψ_a foliar se recupere para alcanzar valores positivos de Ψ_t . En este punto, como se ha señalado precedentemente, la planta puede permanecer permanentemente marchita a menos que no se produzca la recarga hídrica del suelo.

5.1. Consecuencias fisiológicas de la figura presentada

La figura exhibida y comentada por Slatyer (1967) es esquemática, es decir que no ha sido construida utilizando los resultados de experiencias, aunque se apoya en las realizadas por Gardner & Nieman (1964). Lo mostrado en dicha gráfica posee una gran riqueza de información, pues presenta de manera muy clara como evoluciona el estado hídrico del suelo a medida que el agua que almacena se pierde por evapotranspiración, por otra parte relaciona lo que sucede en el suelo con la planta, exhibiendo además de la evolución del potencial hídrico de la raíz y de la hoja durante todo el período de desecación, una evolución diaria que pone de manifiesto las estrechas relaciones que existen entre el Ψ_a de la raíz y el de la hoja. La dinámica diaria, así como la de plazo más largo está marcada significativamente por la evolución de la resistencia estomática, la cual condiciona todo el flujo del agua en el continuum al intervenir de manera decisiva en su mecanismo motriz que es la transpiración.

La Figura 7 muestra resultados experimentales del contenido hídrico del suelo y de la evolución de la conductancia estomática durante un período de tiempo en el que se suspendió la irrigación en dos especies del género *Zea* (Golberg *et al.*, 1988). Puede observarse que hay una estrecha relación entre la disminución del contenido hídrico del suelo y de la conductancia, esto se pone de manifiesto de manera más definida en el maíz, especie que mostraba una menor resistencia a la limitación hídrica que *Zea diploperennis*. La flecha marca el día en el que se reanudó el riego, y muestra que mientras la conductancia de *Zea diploperennis* alcanza rápidamente los valores del testigo irrigado, no es el mismo caso en *Zea mays*.

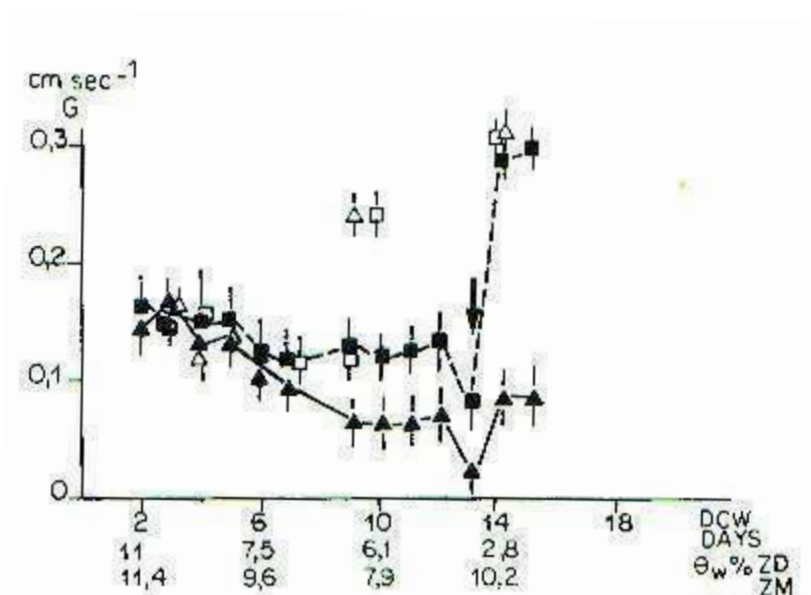


Figura 7. Conductancia foliar (G) (cm s^{-1}) de *Zea mays* y *Zea diploperennis* en función del tiempo de suspensión de la irrigación y del contenido hídrico del suelo (Tomada de Golberg *et al.*, 1988).

La gráfica de la Figura 6 muestra una estrecha relación entre Ψ_a del suelo y el foliar, relación esta mediada por el control estomático de la transpiración. Sin embargo, varias décadas después, se observó en hojas de plantas de maíz una disminución de la conductancia estomática sin una correlativa caída de Ψ_a (Gollan *et al.*, 1992); la experiencia se realizó con un dispositivo experimental donde el sistema radical estaba dividido, se colocaba la mitad de las raíces en un recipiente donde no se limitaba el contenido hídrico, mientras que en el otro se indujo una disminución de Ψ_a . Observaciones realizadas por Tardieu *et al.* (1991), confirmaron las evidencias anteriores, mostrando que la disminución de la conductancia estomática y de la tasa de crecimiento foliar ante una restricción del contenido de humedad del suelo, podían suceder sin que se verificara un descenso del Ψ_a . Este tipo de evidencias condujo a investigar la existencia de una señal química que elaborada en las raíces, migrara a través del xilema y alcanzara las hojas, transmitiendo tempranamente a estas una señal de alarma sobre el desarrollo de un proceso de disminución del contenido de agua del suelo. Las experiencias realizadas posteriormente (Davies *et al.*, 1993), pusieron en evidencia que el ácido abscísico (ABA) era el compuesto químico que, sintetizado en las raíces actuaba como señal química o mensajero de un proceso de estrés, iniciando en las hojas la serie de eventos que conducen al cierre estomático. El mecanismo explicado precedentemente se denomina hidroactivo.

Existe también un cierre hidropasivo originado por la pérdida de turgencia de las células de la epidermis foliar, es debido a que la pérdida directa de agua desde las células guardas es tan rápido que no alcanza a ser compensado por el movimiento desde las células epidérmicas vecinas (Taiz & Zeiger, 2002), sucede cuando el déficit de presión de vapor en la atmósfera (DPV) es muy alto; puede ocurrir incluso con buenas condiciones de humedad edáfica. En la Figura 8 se nota una asociación entre el aumento del DPV y la disminución de la conductancia estomática.

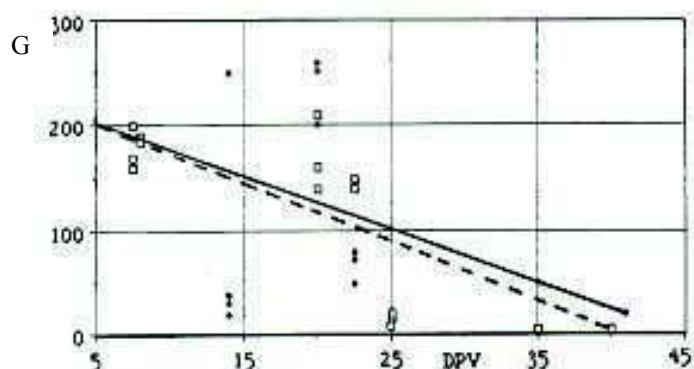


Figura 8. Conductancia foliar (G , $\mu\text{mol cm}^{-2} \text{S}^{-1}$) en función del déficit de presión de vapor (DPV, HPa) en *Zea mays* y *Zea diploperennis*. Nota: en la gráfica no se han discriminado las dos especies por no haber mostrado diferencias significativas (Tomada de Golberg, 1991).

El aumento paulatino de la limitación hídrica tiene dos consecuencias inmediatas, una de ellas está relacionada con el aumento de la resistencia de los estomas al flujo gaseoso y la otra con el crecimiento de la planta, en primer lugar con las hojas. Dado que los efectos del cierre estomático están relacionados con lo tratado precedentemente, veremos en primer lugar dos procesos fundamentales donde éste interviene: transpiración y fotosíntesis.

Prácticamente todos los factores ambientales involucrados en el proceso transpiratorio (viento, radiación, temperatura, humedad relativa, contenido hídrico del suelo) interactúan de manera compleja sobre el grado de apertura estomática y la fotosíntesis. En la Tabla 2 se muestra un ejemplo de la asociación entre el potencial hídrico de la hoja, la conductancia foliar (g), la tasa de transpiración (T) y el intercambio neto de CO_2 (INC), para dos niveles de humedad edáfica determinados por sus respectivos ψ_s . Puede observarse que ante una disminución del ψ_s edáfico se produce una correlativa disminución del ψ_f foliar, g , T e INC, siendo en buena medida g la que determina en estas circunstancias los niveles de T e INC.

Tabla 2. Potencial agua foliar (ψ_f), conductancia (g), tasa de transpiración (T), intercambio neto de CO_2 (INC) en algodón, para dos niveles de potencial hídrico del suelo (ψ_s): estrés 1 y 2 (Adaptada de Shalhevet, 1993).

	ψ_s (MPa)	ψ_f (MPa)	g ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	T ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	INC ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Control	-0.17	-1.00	0.717	7.68	32.1
Estrés 1	-0.62	-1.41	0.189	3.15	17.7
Estrés 2	-1.15	-1.82	0.055	1.21	6.8

La Figura 9 muestra otro aspecto de la evolución de la transpiración donde la tasa se relaciona con el contenido hídrico del suelo (θ_w) y la demanda evaporativa, expresada en la gráfica como transpiración potencial. Puede observarse que la tasa transpiratoria además de obedecer a θ_w , también está asociada a la demanda evaporativa, expresada en este caso por la transpiración potencial, aunque también podría haberse expresado como evapotranspiración potencial de haberse también considerado

la evaporación directa del suelo. La variación de la conductancia estomática, que no se consigna en la gráfica, es la variable que condiciona en gran medida a la variable dependiente transpiración relativa (Slatyer, 1967).

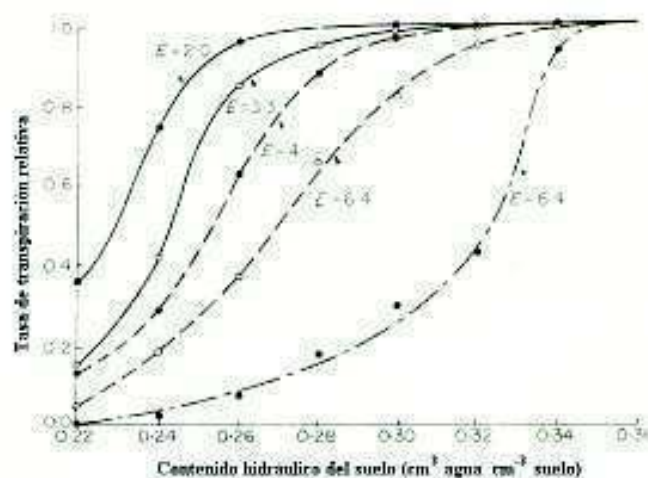


Figura 9. Variación de la transpiración relativa (expresada como la relación entre la transpiración actual y el valor máximo observado: E_t/E_p) en función del contenido hídrico del suelo (en cm^3 de agua cm^{-3} suelo) bajo diferentes condiciones de evaporación (expresada como transpiración potencial E (en mm día^{-1}) (Adaptada de Slatyer, 1967).

De una manera no estrictamente científica podría concebirse que el control del flujo de agua a través del continuum es debido a un balance entre un haber expresado por el contenido hídrico del suelo -más precisamente por el agua contenida entre las dos constantes hídricas, la capacidad de campo y el punto de marchitez permanente- y un debe determinado por la evapotranspiración potencial. Toda vez que la demanda excede a la oferta, los estomas controlan el flujo transpiratorio aumentando la resistencia. Necesariamente, como respuesta adaptativa entre la limitación a la fotosíntesis al reducir el flujo de CO_2 hacia el mesófilo foliar que sucede como consecuencia del cierre estomático y la reducción de la pérdida de agua por la transpiración, las plantas “eligen” la segunda opción dado que las hojas pueden sobrevivir algún tiempo sin asimilar del CO_2 , en cambio se marchitan y pueden llegar a morir en un plazo mucho más breve en caso de no controlar la pérdida de agua. Las plantas pueden pasar un tiempo relativamente largo sin fotosintetizar hasta morir de “inanición”, esto sucede porque la respiración es un proceso cuya sensibilidad al estrés hídrico es mucho menor que la fotosíntesis, la consecuencia es el agotamiento de las reservas carbonadas.

Para mantener un balance adecuado entre oferta y demanda hídrica las plantas también pueden responder disminuyendo su superficie foliar pues la transpiración a nivel del cultivo está relacionada con el índice de área foliar (IAF). Dicho índice establece la relación entre la superficie foliar y la superficie de suelo que ésta cubre; se la expresa como superficie de hojas (en m^2) por m^2 de suelo o bien mediante un número sin dimensión, de esta manera, un valor de 3 por ejemplo, significa que hay 3 m^2 de hojas por m^2 de suelo. La tasa transpiratoria se incrementa a medida que aumenta el IAF. Como el IAF está determinado principalmente por la densidad de plantas, esta es una variable que debe ser considerada con mucho cuidado antes de realizarse una siembra. Debe tenerse en cuenta que por un lado la densidad de siembra guarda estrecha relación con el rendimiento del cultivo, pero también con el consumo hídrico, de manera tal que debe encontrarse un punto de equilibrio entre estos dos factores, el cual guardará relación con las condiciones climáticas del lugar.

Respecto a la reducción de la superficie foliar Taiz & Zeiger (2002) hacen las siguiente

consideraciones: “El área foliar total no permanece constante después que todas las hojas han madurado. Si las plantas sufren sequía después que se desarrolló una importante superficie de hojas, éstas sufrirán un proceso de senescencia y eventualmente pueden caer. Este ajuste de la superficie foliar es un cambio que mejora el *fitnes* de la planta en un ambiente donde el agua es limitante. Muchas especies adaptadas a ambientes desérticos pierden todas sus hojas durante un período de sequía y las vuelven a producir después de una lluvia. Este ciclo puede suceder varias veces en una sola estación. La señal que gatilla la abscisión foliar es la liberación de etileno, una hormona gaseosa producida por la planta ante diversas situaciones de estrés”.

Las relaciones entre el estrés hídrico y la fotosíntesis son mucho más complejas que en el caso de la transpiración, esta diferencia puede comprenderse si se considera que esta última es un proceso - a excepción del control estomático- de índole puramente físico. La circulación del agua por el xilema, por ejemplo, puede asimilarse al flujo del agua por una tubería, impulsada por diferencias de presión en sus extremos; no debe sorprendernos pues cuando leemos que se aplica para cuantificar la tasa de flujo a través del xilema, la ecuación de Poiseuille, la misma que el físico francés que le dio su nombre desarrolló para cuantificar la tasa de flujo de fluidos a través de tuberías. La fotosíntesis en cambio es un proceso único en la naturaleza, de una total originalidad, juega un papel central en el metabolismo de las plantas, siendo de un grado de complejidad mucho mayor que la transpiración.

La Figura 10 muestra una estrecha asociación entre la disminución del potencial hídrico y la tasa fotosintética en dos especies de características disímiles: *Zea mays*, sensible a la deficiencia hídrica y *Zea diploperennis*, más tolerante, mientras que la Figura 11 exhibe la relación entre la conductancia estomática y la tasa fotosintética.

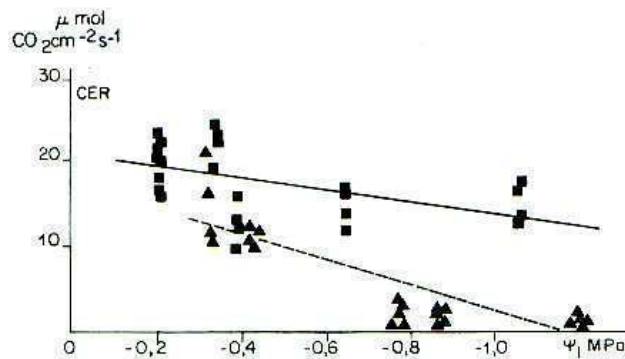


Figura 10. Relación entre el intercambio neto de CO_2 (INC) y Ψ_a en *Zea mays* y *Zea Diploperennis*. Las mediciones se realizaron a 20°C y bajo una densidad de flujo fotónico de $1200 \mu\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Tomada de Golberg *et al.*, 1988).

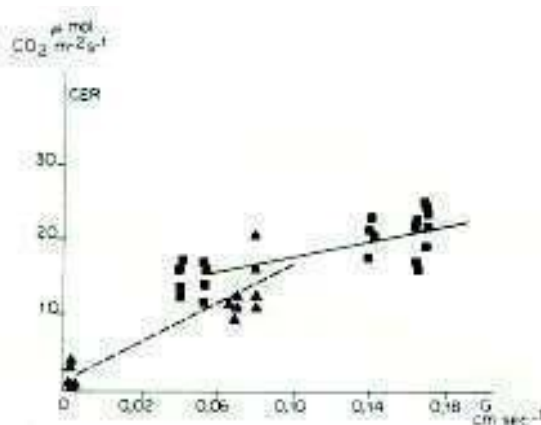


Figura 11. Relación entre la conductancia estomática (G) y el INC en *Zea mays* y *Zea Diploperennis*. Las mediciones se realizaron a 20°C y bajo una densidad de flujo fotónico de 1200 $\mu\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ (Tomada de Golberg *et al.*, 1988).

Tal vez la causa más inmediata de la disminución de la asimilación del carbono en un contexto de estrés hídrico es el aumento de la resistencia estomática porque esta reduce el flujo de CO₂ hacia el mesófilo foliar, formado por las células donde se encuentran los cloroplastos: estructura de naturaleza membranaria donde tiene lugar la totalidad del proceso fotosintético. Sin embargo, esta relación entre el cierre estomático, la disminución del flujo de CO₂, y la caída de la tasa fotosintética es de naturaleza compleja pues los estomas son sensibles a la concentración del CO₂ y una alta concentración del gas en la cavidad subestomática produce un rápido cierre de los estomas aún en presencia de luz, la acción se produce en realidad como respuesta a la concentración intracelular de CO₂ en las células guardianas. Este cierre parece estar acoplado al ritmo fotosintético dado que una acumulación del gas en la cavidad subestomática es una señal de que la tasa fotosintética por alguna razón ha disminuido. Esta puede ser una respuesta adaptativa de los estomas ¿por qué mantenerlos abiertos cuando hay factores que restringen la fotosíntesis?, ya sea una baja fluencia lumínica o la deficiencia hídrica, le significaría a la planta una fuga de agua sin un concomitante mantenimiento de la tasa de fotosíntesis. Hay que tener en cuenta que las especies terrestres han sido diseñadas por la evolución de manera tal que privilegian en toda ocasión la economía del agua sobretodo otro proceso.

La tasa fotosintética no sólo es afectada por la componente estomática, también, bajo una deficiencia hídrica severa, la deshidratación de las células del mesófilo inhibe la fotosíntesis por la acción directa del estrés sobre la estructura y el metabolismo del cloroplasto (Taiz & Zeiger, 2002).

Puede suceder que ante una limitación hídrica moderada, se produzca un aumento de la eficiencia de uso del agua (EUA) porque la reducción de la conductancia estomática limita más la fuga de agua en fase vapor que la absorción de CO₂, pero bajo estrés severo la fotosíntesis resulta inhibida debido a que se producen daños en el metabolismo fotosintético por deshidratación de las células mesofílicas (Taiz & Zeiger, 2002). Sin embargo, Havaux (1992) ha mostrado en *Lycopersicon esculentum*, *Solanum tuberosum* y *S. nigrum*, mediante las técnicas de fluorescencia de la clorofila y fotoacústica, la importante resistencia que presentan los Fotosistemas I y II frente al estrés hídrico, siendo por el contrario muy susceptibles a estrés térmico y fotoinhibición.

Para una información más detallada del proceso fotosintético ver apéndice al final del capítulo.

6. ¿Cómo afecta el estrés hídrico al crecimiento de las plantas?

Matthews *et al.* (1984) mostraron en plantas de girasol una importante reducción de la tasa de crecimiento foliar cuando se producía un aumento del déficit hídrico, esto es debido a que cuando el contenido hídrico de la planta disminuye, lo hace también el volumen celular acompañado por un relajamiento de las paredes celulares. La disminución del volumen celular determina una disminución del potencial de turgencia (Ψ_t) y un aumento de la concentración de los solutos celulares -caída del potencial osmótico (Ψ_o)-. La membrana plasmática se engrosa y comprime, debido a esto pasa a cubrir una superficie menor que en células de tejidos no estresados. Dado que la expansión foliar depende fundamentalmente del crecimiento, ambos procesos son paralelos.

La reducción de la expansión foliar, la cual se produce muy tempranamente cuando la planta sufre limitación hídrica, puede ser considerado un fenómeno adaptativo, dado que, como se ha visto, una menor área foliar determina una menor superficie evaporante. También en muchas especies, el área foliar puede disminuir debido a la caída -abscisión- de hojas que acompaña al estrés hídrico. Además de la expansión foliar, la elongación de raíces es disminuida debido a la pérdida de Ψ_p . Este

es un fenómeno que actúa en sentido contrario a la supervivencia de la planta; sin embargo, ante un déficit hídrico moderado, numerosas experiencias han mostrado que la parte aérea del vegetal sufre una disminución del crecimiento mayor que las raíces, produciéndose una relación raíz/parte aérea superior en las plantas que pasaron por una limitación hídrica respecto de sus controles que no sufrieron sequía. De acuerdo con Taiz & Zeiger (2002), esta relación parece gobernada por un balance entre la absorción de agua por las raíces y la fotosíntesis. Al parecer, ante una situación de estrés hídrico, las raíces crecerán mientras que el aporte de fotosintatos no sea limitante, en tanto que el crecimiento de la parte aérea se detendrá al producirse una caída de la absorción de agua, como el proceso fotosintético resulta menos sensible a la limitación de agua que la pérdida de Ψ_p -el cual afecta de manera inmediata el crecimiento, la parte aérea lo detendrá más precozmente que las raíces, además, estas se verán doblemente favorecidas porque al disminuir o detenerse la expansión de la parte aérea, una mayor proporción de fotosintatos serán alocados en estas. El mayor crecimiento de las raíces producirá un cambio en la morfología del sistema radical puesto que las que más crecen son las que están situadas a mayor profundidad -las que se encuentran en contacto con las capas del suelo que aún guardan humedad- en detrimento de las más superficiales.

7. ¿La fotosíntesis es el primer proceso fisiológico inhibido por el estrés hídrico?

En el párrafo anterior se han realizado consideraciones acerca del crecimiento como proceso que muestra una alta sensibilidad frente a la limitación hídrica; cabría también hacernos la pregunta que encabeza el presente. La respuesta la ha dado Boyer (1970) quien mostró en una experiencia realizada con hojas de girasol que la expansión foliar es inhibida en umbrales de Ψ_a muy superiores que la fotosíntesis (Fig. 12).

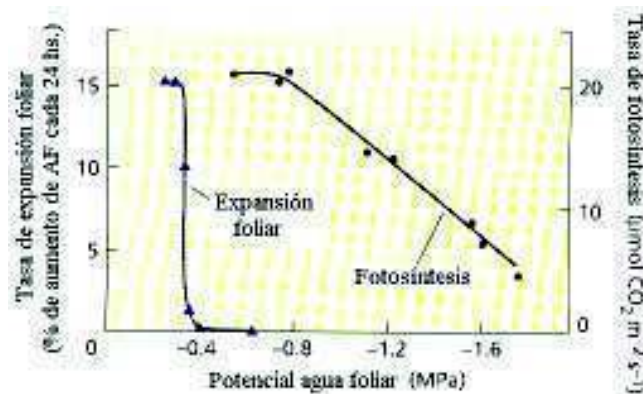


Figura 12. Efecto de la limitación hídrica sobre la fotosíntesis y la expansión foliar (Boyer, 1970; adaptada de Taiz & Zeiger, 2002).

Otro aspecto que debe considerarse cuando se tratan los procesos fisiológicos afectados por el estrés hídrico es la translocación: el transporte fundamentalmente de sustancias orgánicas a través de los tejidos floemáticos. Dado que la deficiencia hídrica disminuye tanto la producción de fotosintatos en la fuente -hojas fotosintetizantes- como el consumo de estos en los destinos, en general órganos en crecimiento y de almacenamiento, en consecuencia, el estrés afecta indirectamente la cantidad de fotoasimilados exportados a través del floema. Además, debido a que el transporte por floema depende de la turgencia del tejido, una disminución de su potencial agua como consecuencia de la limitación hídrica, puede ser otra causa de la disminución del flujo de fotosintatos por dicha vía. Sin embargo, se ha observado que la translocación resulta afectada más tardíamente que otros procesos como la fotosíntesis (Fig. 13).

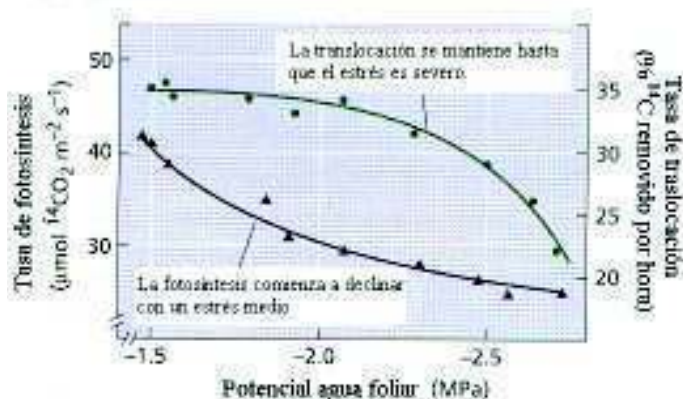


Figura 13. Efectos comparativos del estrés hídrico sobre la fotosíntesis y la translocación en *Sorghum bicolor* (Sung & Krieg, 1979; adaptada de Taiz & Zeiger, 2002).

El esquema presentado por Volkmar & Woodbury (1995), modificado de Hsiao (1973) (Tabla 3), si bien realizado hace ya muchos años, ha sido citado en una gran cantidad de publicaciones sobre estrés hídrico, dada la utilidad por sistematizar una buena cantidad de procesos afectados por la limitación hídrica, permitiendo, por medio de las líneas correspondientes a los diferentes Ψ_a , hacerse una idea de los umbrales en que dichos procesos comienzan a ser afectados y el rango en que esto sucede. Aunque la acción del estrés sobre algunos de estos procesos se ha tratado anteriormente -principalmente los temas 6, 7 y 8-, en la Tabla 3 se consignan otros procesos no tratados o apenas esbozados.

Tabla 3. Sensibilidad relativa al estrés hídrico de diferentes procesos fisiológicos (Adaptada de Volkmar & Woodbury, 1995).

Proceso afectado	Sensibilidad al estrés		
	Muy sensible	Insensible	
	Nivel de estrés requerido para afectar el proceso		
	0 MPa	1 MPa	2 MPa
1- Expansión celular (-)	-----		
2- Síntesis de pared celular (-) ^a	-----		
3- Síntesis de proteínas (-) ^a	-----		
4- Formación de clorofila (-) ^b	-----		
5- Actividad de nitrato reductasa (-)	-----		
6- Síntesis de ácido abscísico (+)	-----	-----	
7- Apertura estomática (-)	-----	-----	
8- Asimilación de CO ₂ (-)	-----	-----	
9- Respiración (-)	-----	-----	
10- Conductancia del xilema (-) ^c	-----	-----	
11- Acumulación de prolina		-----	
12- Concentración de azúcares		-----	

Las líneas horizontales continuas indican el rango del estrés dentro del cual un proceso resulta afectado con seguridad, las líneas interrumpidas se refieren a niveles de estrés en los cuales la respuesta no está bien establecida.

(-) El proceso decrece. (+) El proceso aumenta.

^a Sucede en tejidos en rápido crecimiento, ^b en hojas etioladas, ^c depende de las dimensiones del xilema.

De la expansión celular (1), ya nos hemos ocupado cuando se trató el tema del crecimiento; la síntesis de pared celular (2) guarda una estrecha correspondencia con este proceso, sin embargo el cese del crecimiento celular por efecto de la caída de la turgencia parece ser un proceso más sensible a la limitación hídrica que la síntesis de pared celular. En su revisión sobre respuestas de las plantas al estrés hídrico Hsiao (1973) cita varias experiencias en coleoptilos de avena que muestran que la incorporación a la pared celular de glucosa marcada -una manera de medir la síntesis de pared- es suprimida por el estrés hídrico; parece ser que la disminución del Ψ_t es aquí también el componente del Ψ_a que afecta de manera más directa la síntesis de pared celular.

En su revisión, Hsiao (1973) da cuenta de numerosas experiencias que mostraron diversas perturbaciones producidas por el estrés hídrico sobre la síntesis de proteínas (3): reducción de la relación proteínas/aminoácidos, disminución del contenido de proteínas totales, pérdida de la habilidad de los tejidos para incorporar aminoácidos a proteínas. Sin embargo, estas suelen ser bastante más resistentes a la acción del estrés hídrico que a las altas temperaturas. El estrés térmico inducido por condiciones hídricas limitantes puede cambiar la cantidad y el tipo de polipéptidos sintetizados; en primer término las altas temperaturas disminuyen la síntesis de proteínas. Sin embargo si las plantas estuvieron expuestas previamente a altas temperaturas pero subletales, se induce la síntesis de proteínas que reciben la denominación de proteínas de shock térmico (PST) o según la denominación inglesa: heat shock proteins (HSPs) (Pollock *et al.*, 1993). Se considera que la síntesis de PST, inducidas por el estrés capacita a la planta a efectuar modificaciones estructurales y de su metabolismo que le permite resistir el estrés.

Se ha visto que en ambientes naturales, el aumento de la temperatura foliar se produce generalmente como consecuencia de la baja disponibilidad de agua, dado que una disminución de la transpiración disminuye el enfriamiento de las hojas producido por el pasaje del agua a fase vapor. Burke *et al.* (1985), encontraron que en cultivos de algodón no irrigados podían registrarse temperaturas hasta 10°C superiores a los irrigados, en estas condiciones, las plantas que sufrían estrés térmico sintetizaban PST.

Respecto de la acción del estrés hídrico sobre la formación de clorofila (4) en hojas etioladas, Hsiao (1973) expresa que el proceso es bastante sensible a la sequía. La reducción de unos pocos puntos en el CRA o de sólo 0.3 MPa de Ψ_a produce una marcada reducción en la síntesis de clorofila: Esta inhibición es causada aparentemente por una disminución en la formación de protoclorofila; las evidencias muestran que la síntesis puede restablecerse dos horas después que se restituye la turgencia del tejido; sin embargo, el mismo Hsiao (1973) duda que este efecto, encontrado en hojas etioladas, es significativo en las verdes, de hecho, el contenido de clorofila disminuye muy levemente después de 2 días de ocurrencia de un estrés moderado y cloroplastos aislados de hojas sometidas a estrés severo poseen un contenido de clorofila similar al de sus testigos no estresados. En una publicación más recientes Dangl *et al.* (2000), al referirse al impacto del estrés hídrico sobre la muerte celular programada y la senescencia expresan que las relaciones se presentan de manera muy compleja dado que al instalarse el estrés en una hoja no senescente ocurre un prematuro proceso de envejecimiento, pero cuando la limitación hídrica sucede después que dicho proceso se ha desencadenado, lo que sucede en realidad es un retardo del amarillamiento foliar. Por otra parte, frecuentemente la velocidad y severidad con la que se desarrolla el estrés puede exceder la capacidad del tejido para coordinar y expresar el programa que determina el síndrome de senescencia.

La actividad de la nitrato reductasa (ANR) (5) tiene una alta sensibilidad al estrés hídrico Jonas *et al.* (1990; 1992). De acuerdo con Younis *et al.* (1965) uno de los efectos más inmediatos de la deficiencia hídrica es la reducción de la actividad de la enzima. Jonas *et al.* (1990; 1992) y Golberg *et al.* (1992) observaron una importante disminución de la actividad de la nitrato reductasa foliar en plantas de trigo pertenecientes a diferentes cultivares. Si se tiene en cuenta que la reducción del NO_3^- - forma bajo la cual se encuentra el nitrógeno en suelos bien aireados y es absorbido por la raíces- es un paso fundamental en el metabolismo del nitrógeno y bajo condiciones de sequía hay una importante

limitación que puede perturbar todo la vía metabólica del nitrógeno, incluso la síntesis proteica. De hecho se ha observado que en plantas de trigo sometidas a estrés hídrico se produce una importante acumulación de nitratos (Golberg *et al.*, 1992).

Los procesos señalados en la Tabla 3 con los números 6, 7 y 8: síntesis de ácido abscísico, apertura estomática y asimilación de CO₂, respectivamente, fueron tratados anteriormente en este mismo capítulo.

Ribas-Carbo *et al.* (2005) estudiaron el efecto del estrés hídrico sobre la respiración (9) mitocondrial y el transporte de electrones; realizando tratamientos con diverso grado de severidad del estrés, sus experiencias pusieron de manifiesto la relativa estabilidad de estos procesos ante el aumento de la limitación hídrica pues, al compararlos con la fotosíntesis neta, esta disminuía en un 40% frente a un estrés no severo y en un 70% cuando la sequía era severa, mientras que la absorción de oxígeno por parte de la respiración no mostraba diferencias significativas en todos los niveles de estrés ensayados. No obstante debido a cambios en el transporte de electrones de la cadena respiratoria se produce una disminución de la síntesis de ATP del 32% en condiciones de estrés severo. Por su parte, Hsiao (1973) en su revisión, incluye a la respiración como uno de los procesos cuya tasa disminuye en condiciones de estrés severo.

La reducción de la conductancia xilemática (10) está relacionada con el fenómeno de cavitación, de acuerdo con Larcher (1995), bajo condiciones de fuerte aumento de la tensión de la columna de agua en el sistema de transporte de esta, producida por sequía –aunque también puede obedecer a otras causas ambientales como congelamiento del suelo ante los fríos inviernos- la cohesión de la columna de agua puede llegar a interrumpirse de manera repentina, por consiguiente la tensión que permite el movimiento del agua por el xilema desaparece. Mayores detalles en el capítulo 4. La Figura 14 muestra la pérdida de conductividad hidráulica que se produce en distintas especies por efecto de la cavitación.

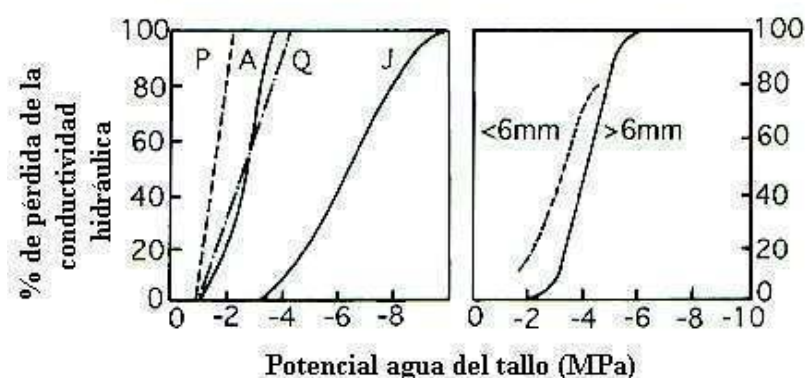


Figura 14. Pérdida de conductividad hidráulica debido a cavitación por efecto de la disminución del potencial agua en *Populus deltoide* (P), *Abies balsamea* (A), *Quercus rubra* (Q) y *Juniperus virginiana* (J) (Adaptada de Larcher, 2000).

Tanto la acumulación de prolina (11) como la concentración de azúcares (12) son procesos relacionados con el ajustamiento osmótico u osmorregulación -ambos términos son sinónimos- Aunque ya Hsiao (1973) hizo algunas disquisiciones sobre este proceso, en esa época los resultados experimentales no permitían asignarle una gran importancia a la osmorregulación en las relaciones hídricas de los vegetales. A partir de las experiencias reseñadas por Morgan (1984) quedó fehacientemente establecido que el ajustamiento osmótico tiene relevancia en el marco de los procesos

que le permiten a las plantas tolerar deficiencias hídricas y salinidad.

Bray (2000) expone de manera muy didáctica los aspectos relacionados con la osmorregulación: “Una planta no puede extraer agua desde el suelo a menos que el potencial agua de sus raíces sea menor que el del volumen de suelo que las rodea. Las raíces deben establecer un gradiente de potenciales agua para que se establezca un flujo desde el suelo hacia las raíces. Existen taxones que pueden soportar condiciones de estrés hídrico o salino sin que se pongan de manifiesto síntomas de marchitamiento, esto es debido a que algunas plantas están capacitadas para regular la concentración de solutos en la célula, ante un estrés durante periodos de tiempo bastante prolongados. Este proceso recibe el nombre de ajustamiento osmótico y se produce porque las células pueden incrementar activamente la concentración de solutos. Debido al descenso del potencial osmótico de las células radicales, la planta puede mantener un gradiente de potenciales agua que le permite sostener el flujo de agua hacia las raíces. La osmorregulación involucra una serie de cambios metabólicos que alteran los ritmos de absorción de iones, disminuye la asimilación de compuestos orgánicos de bajo peso molecular o bien aumenta su síntesis”.

La prolina y azúcares solubles señaladas en la Tabla 3, desde el punto de vista de la osmorregulación son compuestos denominados solutos compatibles u osmolitos compatibles (Bray, 2000), hay en este grupo, además de la prolina, azúcares monoméricos como glucosa y fructosa, β -alanina betaina, glicina betaina. La ventaja para el metabolismo celular de acumular estos compuestos orgánicos osmóticamente activos en lugar de iones inorgánicos está relacionada con el calificativo de estos osmóticos: compatibles, esta denominación enfatiza el hecho de que son compuestos que no interfieren con el metabolismo del celular, mientras que la acumulación de iones inorgánicos, pueden afectar seriamente el funcionamiento de la célula. Sin embargo, las vacuolas, que suelen representar el 90% del volumen celular pueden acumular iones inorgánicos sin llegar a producir, -compartimentados de esta manera- perturbaciones en el metabolismo del citosol, este hecho muestra la importancia de los osmolitos compatibles, pues al acumularse en el citosol, permiten mantener el equilibrio osmótico entre este y la vacuola. Además de su rol en el ajustamiento osmótico, los osmolitos compatibles juegan otro papel como antioxidantes (Bray, 2000).

Aunque Hsiao (1976) no lo señala en el esquema reseñado (Tabla 3), la deficiencia hídrica también limita la absorción de nutrientes (Pugnaire *et al.*, 1994); su influencia inicial es sobre los microporos del suelo pues a medida que estos van perdiendo su contenido de agua, el espacio es reemplazado paulatinamente por aire, de esta manera la vía de difusión del ión entre el suelo y la raíz se hace menos directa. Teniendo en cuenta que la tasa de difusión de los iones hacia la raíz y el movimiento de estos en suelos con bajo contenido de humedad puede llegar a constituirse en una limitante de la absorción, por lo tanto, una disminución de la disponibilidad de agua edáfica, puede afectar el crecimiento de la planta. Sin embargo, teniendo en cuenta que el estrés hídrico limita de manera más severa el crecimiento del vegetal que la absorción, la concentración de nutrientes suele ser mayor en plantas estresadas, respecto de las que crecieron en buenas condiciones hídricas.

8. Características que capacitan a las plantas a escapar o resistir a la sequía con énfasis especial en plantas cultivadas

En la Tabla 4 se sintetiza las diferentes estrategias que les permite a las plantas moderar los efectos del estrés hídrico. Antes de referirnos a cada una de ellas, debe hacerse la salvedad que tanto desde el punto de vista terminológico como conceptual, no existe uniformidad de criterios entre diferentes autores; al respecto Blum (2005) dice específicamente sobre la resistencia: “La resistencia a la sequía y sus componentes, son objeto constantemente de redefiniciones, mientras los recién llegados a esta disciplina muestran a menudo una gran capacidad de inventiva para proponer nuevas terminologías”.

Tabla 4. Estrategias de las plantas para escapar o resistir a los efectos de la sequía.

1- Escape

Rápido desarrollo fenológico.

2- Resistencia

A- Esquive: Las plantas logran mantener un Ψ_a relativamente alto y estable a pesar de la limitación hídrica.

A1- Reducción de las pérdidas de agua por:

- Altas resistencias cuticulares y estomáticas.
- Evitar la carga calórica de las hojas.
- Reducción del área foliar.

A2- Mantenimiento del ritmo de absorción de agua por:

- Raíces profundas
- Alta densidad de raíces.
- Alta conductividad hidráulica de las raíces.

B- Tolerancia: Las plantas toleran una disminución relativamente importante de su Ψ_a .

B1- Mantenimiento de la turgencia por:

- Ajustamiento osmótico.
- Alta elasticidad de las paredes celulares.
- Tamaño celular reducido.

B2- Tolerancia a la deshidratación por:

- Tolerancia protoplásmica.
 - Propiedades especiales de las membranas celulares.
-

Considerando la Tabla 4 desde un punto de vista agronómico, las estrategias más interesantes - enumerándolas sin ningún orden jerárquico- serían: escape, alta densidad y profundidad de raíces y ajustamiento osmótico. En cuanto a la primera, escape, es comprensible que la utilización de cultivares que realizan su ciclo dentro de un período de tiempo en el cual no existen limitaciones hídricas podría admitirse como la mejor de las estrategias posibles; siempre y cuando la sequía se presente de manera regular tal como sucede en los climas mediterráneos o monzónicos, aunque no es de utilidad en regiones donde la ocurrencia de sequías es irregular. También, considerando el escape desde el punto de vista del rendimiento, un ciclo más precoz, significa menor índice de área foliar y menor producción de biomasa, características ambas que se oponen al rendimiento en condiciones no estresantes.

En cuanto a la producción de raíces, ya sea considerando su crecimiento en profundidad o su

densidad, Passioura (1983) quien se ha ocupado extensamente de este aspecto, examinó el concepto de Kramer (1969): “Entre las características esenciales de la resistencia a la sequía están las raíces profundas, ampliamente distribuidas, muy ramificadas, como las del sorgo”. Passioura (1983) trata esta aseveración de Kramer (1969) dentro del contexto de la ecuación:

$$\text{Rendimiento} = \text{Utilización de agua} \times \text{eficiencia de utilización del agua} \times \text{índice de cosecha}$$

Según Passioura (1983), teniendo en cuenta que la independencia de los componentes del rendimiento no es absoluta, existen limitaciones a la aseveración de Kramer (1969) si se considera que un mayor crecimiento de las raíces puede ocasionar una mayor extracción de agua desde el suelo y esto que parecería un hecho ventajoso en condiciones de sequía, puede producir una disminución del índice de cosecha cuando hay buenas condiciones hídricas debido a que habrán menos fotosintatos disponibles para derivarlos hacia el rendimiento.

Blum (2005) discute extensamente la importancia de EUA en relación con el concepto fisiológico de resistencia a la sequía, según él, ese índice es a menudo asimilado al de resistencia otorgándosele un alto valor en la caracterización de genotipos resistentes a estrés hídrico. No obstante que por lo general las diferencias en EUA de los genotipos están más relacionadas con la disminución del denominador del índice -el agua utilizada y esta disminución, que desde el punto de vista matemático se traduce en un aumento de la EUA, en las plantas se obtiene merced a características y respuestas adaptativas que tienden a disminuir el rendimiento potencial.

De acuerdo con Blum (2005), la osmorregulación es una de las mejores estrategias que presentan muchas variedades de especies cultivadas para mantener, bajo condiciones de estrés, un nivel relativamente alto de producción de biomasa o rendimiento. Teniendo en cuenta que la osmorregulación permite mantener un mayor CRA cuando ψ_a es bajo, resulta evidente que el ajustamiento osmótico, al mantener la turgencia celular contribuye al crecimiento de la planta y a los procesos relacionados con el rendimiento. En sorgo se ha visto que una de las mayores contribuciones de la osmorregulación ha sido aumentar la profundidad de extracción del agua en el perfil de suelo (Wright & Smith, 1983).

Cuando se trata de cultivos de cosecha es necesario considerar que la sequía no impacta de manera similar a lo largo de todo el ciclo del cultivo. La Figura 15 muestra que los períodos de mayor sensibilidad están situados en torno de la germinación-emergencia y de aquellos que comprenden todo el período reproductivo, con un momento de máxima sensibilidad en coincidencia con la antesis, estos períodos son considerados críticos para el rendimiento de los cultivos. En cambio, los procesos que tienen lugar durante el desarrollo vegetativo y durante el período de llenado del grano, tienen menor sensibilidad ante la sequía.

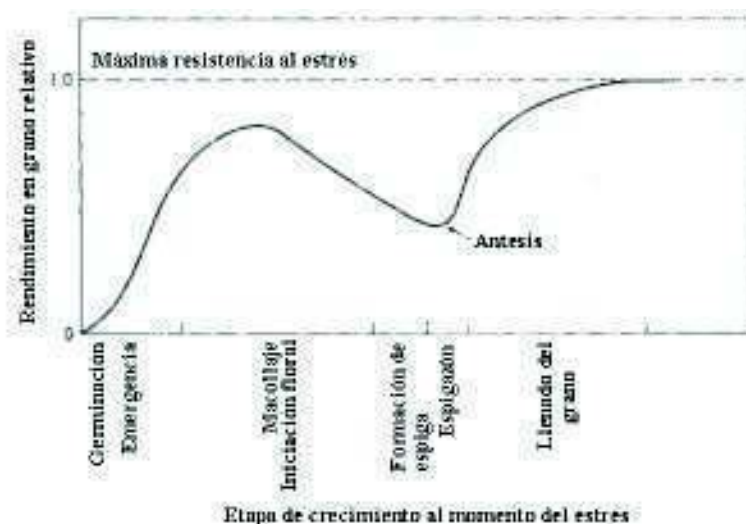


Figura 15. Rendimiento relativo del trigo en respuesta al estrés hídrico en diferentes estados del cultivo.

9. ¿Se dispone de métodos para disminuir el impacto de la sequía en los cultivos?

La aspiración de todo productor, de todo profesional relacionado con la agricultura es poder realizar cultivos que ante condiciones de limitaciones hídricas moderadas rinda tanto como aquel que no la haya sufrido y que aún ante limitaciones severas, pueda llegar a producir un rendimiento económico -esto es, que pueda compensar los costos de su implantación y cosecha y dejar todavía un rédito económico aceptable-, dejando de lado el aspecto puramente monetario, quizás la búsqueda de estrategias para sobrellevar las limitaciones hídricas se inició con la Revolución Neolítica, en los albores de la agricultura.

Si se consideran las posibilidades existentes en la actualidad, veremos que no son muy numerosas. Evidentemente una de las técnicas que primero aparece es la irrigación pero si se piensa en la enorme superficie de cultivos de secano existente a nivel mundial en relación con la regada, podría admitirse que existen limitaciones de importancia para extenderla ampliamente. En primer lugar, en el mundo no abundan las fuentes de agua utilizables de calidad, en muchos casos tienen importantes concentraciones de sales que pueden salinizar los suelos de manera irreversible; por otra parte el riego, si bien por lo general aumenta de manera muy considerable los rendimientos, de manera paralela incrementa el costo de producción de los cultivos hasta un punto tal que puede tornar en no rentable su adopción. Finalmente, cada vez es mayor el número de especialistas relacionados con las ciencias hídricas que están alertando sobre el posible agotamiento futuro de las reservas de agua dulce del planeta, entonces mal podría preconizarse el incremento de las tierras regadas si en un futuro quizás no muy lejano puede llegar a faltar agua para el consumo humano y otros menesteres donde su utilización resulta imprescindible. Tal vez una manera más factible de utilizar la irrigación en cultivos extensivos consiste en la aplicación del llamado riego complementario, es decir aquel que se utiliza en determinados períodos o estadios del ciclo del cultivo en los que, el aporte de un volumen complementario de agua producirá respuestas significativas sobre su rendimiento.

Si el período de sequía corresponde a la época de siembra del cultivo, una herramienta posible consiste en cosechar el agua del período de precipitaciones más inmediato -técnica conocida como barbecho-, para ello debe tratarse de que el agua penetre sin impedimentos en el perfil del suelo y además realizar un combate eficaz contra las malezas para evitar que haya pérdidas debido a la transpiración.

Otra forma de encarar la limitación hídrica puede derivarse de la ecuación del balance hídrico (Slatyer, 1967): $W = P - (O + U + E)$; donde W es el agua almacenada en el perfil del suelo durante un determinado período; P , precipitación; O , escorrentía, agua que no penetra en el suelo y corre por su superficie; U , drenaje, agua que la gravedad impulsa fuera de la zona de absorción de las raíces y E , evapotranspiración. Resulta obvio que cualquier medida que permita un incremento de W será beneficiosa para el cultivo, ese aumento forma parte del repertorio de técnicas que disponen los profesionales de la agronomía y de manera más amplia los productores. Por ejemplo, el aumento del contenido de materia orgánica en suelos arenosos, puede mejorar su estructura y de esta manera la retención de agua en el perfil, disminuyendo la magnitud de U . La eliminación de malezas, que determinan un consumo de agua suplementario al del cultivo, constituye una de las prácticas agronómicas más comunes. También si se logra evitar la formación de costras o capas densas en la superficie del suelo, se obtendrá un aumento de la penetración del agua; por otra parte la prevención de la formación de capas densas del tipo “piso de arado”, permitirá por un lado la penetración del agua y por el otro el crecimiento de las raíces, las cuales al no encontrar el impedimento de una capa con gran impedancia podrán ocupar un mayor volumen de suelo, aumentando de esta manera de manera considerable el volumen de absorción de la planta.

Otra medida que está disponible para todo productor agrícola es el manejo de la densidad del cultivo mediante la utilización de una siembra apropiada que provea una rápida ocupación del espacio entre surcos, pero que a la vez no determine un fuerte incremento de la competencia intraespecífica la que, bajo condiciones de limitación hídrica puede aumentar el riesgo de estrés del cultivo.

En las regiones donde la incidencia del viento es un componente importante de la ecuación de evapotranspiración, la utilización de sistemas protectores como las barreras eólicas pueden atenuar significativamente el desecamiento de los suelos y aumentar la producción de los cultivos (Golberg *et al.*, 2003). Sin embargo también hay que tener en cuenta que la disminución de la velocidad del viento puede incrementar la temperatura diurna tanto del suelo como del aire en la zona protegida y esto provocará un aumento de E .

10. Contribución del mejoramiento vegetal a la resistencia-tolerancia a la sequía

La resistencia-tolerancia de los cultivos a la limitación hídrica ha sido uno de los designios mayores de los fitomejoradores, integrando a veces de manera implícita y otras explícitas los planes de mejoramiento. Sin embargo este objetivo dista bastante de haberse alcanzado; de acuerdo con Blum (2005) no está clara la estrategia para alcanzar un objetivo viable en un programa de selección para resistencia a sequía. Por otra parte, el ideotipo de una planta resistente a la sequía no está siempre bien definido en dichos programas. Según Blum (2005) el axioma clásico del mejoramiento vegetal que pretende que una variedad muy rendidora, tiene la capacidad de expresar esta característica en la mayoría de los ambientes, el cual es aún bien aceptado por los mejoradores es falso y el nudo de su cuestionamiento reside en que no está claro el significado de “la mayoría de los ambientes” y no son tratados aquellos en los que la característica de ser altamente rendidora no es suficiente; bajo una determinada presión del estrés. Los cultivares seleccionados por un alto rendimiento potencial pueden rendir menos que aquellos de menor rendimiento pero que se encuentran mejor adaptados a regiones donde el estrés constituye una característica predominante del agroecosistema.

A primera vista parecería que seleccionar plantas que puedan escapar (ver Tabla 4) al período de sequía -es decir, situar el ciclo del cultivo fuera del período de estrés- es la mejor de las situaciones posibles, pero examinada la estrategia de escape con algo de detenimiento se ha visto más arriba que presenta importantes limitaciones.

En cuanto a la utilización en planes de mejoramiento de las otras estrategias que figuran en la

Tabla 4, la década del 80 y en alguna medida durante los noventa fue muy prolífica en propuestas para utilizar determinadas características fisiológicas de las plantas asociadas a la resistencia-tolerancia al estrés. Para introducir estas características en un plan de mejoramiento para resistencia a sequía deben cumplir dos premisas fundamentales: ser de fácil determinación pues deben requerir una mínima inversión de trabajo y de tiempo, además dicha característica tiene que estar efectivamente asociada a la resistencia a la sequía y en última instancia al rendimiento. Uno de los más entusiastas investigadores enrolados en la búsqueda de metodología de selección para resistencia a estrés fue el israelí Blum (1988) quien publicó el libro "*Plant Breeding for Stress Environments*"; en una publicación anterior a la citada (Blum, 1983), luego de revisar una serie de características fisiológicas que podrían ser utilizadas para la selección en *nursery* de plantas resistentes a sequía, expone las que él había adoptado en sus ensayos: "Se usan dos criterios de selección, 1- determinación de la temperatura del canopeo mediante termometría de infrarrojo en F5 y 2- desecación química postantesis en F6". El mismo investigador explica que "la limitación para aumentar el número de test para resistencia a sequía no es la falta de conocimientos o de metodología sino de mano de obra.

Ambos tests tienen bases fisiológicas de fácil comprensión: la temperatura del canopeo está relacionada con la apertura estomática y la transpiración pues la evaporación del agua a nivel de la cavidad subestomática contribuye a refrigerar la hoja pero además, un genotipo que, en condiciones de estrés, mantiene sus estomas abiertos -condición para el mantenimiento del ritmo transpiratorio-, se encuentra a la vez en posibilidad de mantener la tasa fotosintética. Por otra parte, en situación de estrés terminal -aquel que ocurre con posterioridad a la antesis-, cuando la fotosíntesis ha cesado debido a la senescencia avanzada o muerte de los órganos fotosintéticos, el genotipo más rendidor será el más eficiente en la transferencia de fotosintatos desde los órganos de reserva a los granos, para verificar esto el test produce la detención del proceso fotosintético mediante la destrucción total de la clorofila por aplicación de CaClO_3 .

Sin embargo en una publicación mucho más reciente Blum (2005) muestra menos optimista respecto de las posibilidades de instrumentar tests fisiológicos que puedan ser de utilidad a los mejoradores. En esta ocasión elimina la termometría infrarroja y reconoce al ajustamiento osmótico como la característica fisiológica más importante por su contribución al mantenimiento del rendimiento bajo limitación hídrica. En el mismo trabajo (Blum, 2005) señala que, contra lo que se especulaba en otras épocas donde se consideraba que el proceso tenía consecuencias negativas sobre el rendimiento potencial, no existen pruebas definitivas sobre este aspecto. El mismo autor también propone la tolerancia a la desecación, como una característica importante a retener en genotipos destinados a ciertos escenarios de sequía (aquellos en los cuales el estrés coincide con el período de llenado de los granos) o en sistemas de subsistencia que tienen lugar en zonas de bajas precipitaciones. De los tests propuestos: determinación de osmorregulación y desecación post antesis, sólo este último considero que es apto para ser realizado en grandes poblaciones vegetales mientras que la osmorregulación por su laboriosidad y demanda de tiempo sólo sería de utilidad para utilizarla con poco material.

Por otra parte Blum (2005) advierte sobre la utilización de la EUA como criterio de selección de material de mejor comportamiento por su resistencia a la sequía lo cual según este autor puede tener consecuencias negativas dado que una alta EUA, como ya se dijo, es antes que nada función de la disminución de la utilización de agua que un aumento neto de la producción o de la asimilación. Por lo tanto, en los programas de selección, EUA puede ser un marcador de un menor consumo hídrico, el cual la planta realiza a expensas de la reducción de la tasa y duración del período de crecimiento y del área foliar, características estas asociadas negativamente con el rendimiento.

La utilización de otras características fisiológicas, relacionadas con la resistencia a la sequía han sido exploradas por diferentes investigadores, para su utilización en un proceso de mejoramiento; es importante que dichas características sean codificadas por un número relativamente reducido de genes. Golberg (1991) realizó una presentación sinóptica basándose en datos aportados por Zobel

(1984), Ludlow & Muchow (1988), Innes & Quarrie (1987), Blum (1988) y Austin (1989). En dicha presentación se utilizó la propuesta de Zobel (1984) quien clasifica las distintas características fisiológicas de acuerdo con su nivel de complejidad desde el genético y enzimático = 1, al agronómico = 7. Las características pertenecientes a los diferentes niveles están codificadas, por distintas cantidades de genes, obviamente mayor cuando más grande sea el nivel de complejidad, así por ejemplo, a la osmorregulación -nivel de complejidad fisiológico = 4-, le corresponden 8 genes; mientras que el mantenimiento del ritmo de crecimiento en condiciones de estrés -nivel agronómico = 7- sería codificada por 64 genes. Esta cantidad de genes, ya sea que se utilicen niveles fisiológicos u otros de mayor complejidad, pone en evidencia la enorme dificultad que hay en utilizar determinadas características fisiológicas como guía del proceso de mejoramiento genético de resistencia a la sequía.

La biología molecular ha abierto nuevas perspectivas al mejoramiento vegetal para resistencia a la sequía mediante la utilización de marcadores moleculares (O'Toole, 1989). Sin embargo, por lo general las características de resistencia a sequía son coordinadas por muchos genes -características poligénicas- situados en distintas cromosomas. También existen casos de epistasis -enmascaramiento de la acción de alelos de un gen debido a la combinación de alelos de otros genes (Tamarin, 1982)-, hecho que como el polimorfismo dificulta enormemente la comprensión de la base genética para la selección de plantas resistentes-tolerante al estrés hídrico. Blum (2005) también discute el rol de los biólogos moleculares diciendo que los especialistas de esta disciplina a menudo reportan el hallazgo de un gen exótico de tolerancia a sequía y anuncian un determinado efecto en un programa de mejoramiento, lo cual raramente se consigue.

11. Conclusiones

El estrés hídrico produce sobre las plantas un conjunto tan variado de síntomas a nivel morfológico, metabólico y fisiológico que puede recibir el calificativo de síndrome -conjunto de síntomas característicos de una enfermedad-. Al iniciarse un período de limitación hídrica el primer proceso que es afectado es el crecimiento y posteriormente la fotosíntesis debido en primera instancia al cierre estomático. Los daños sobre el vegetal van a ser tanto más importantes cuanto mayor sea la intensidad de la sequía -determinada por el contenido de agua edáfica y por la duración del período de limitación hídrica.

Por otra parte, desde el punto de vista agronómico, la sequía produce disminución del rendimiento cuya importancia, en los cultivos de cosecha, tendrá relación directa con el momento en que ocurre el estrés. Existen períodos críticos en los cuales los efectos de la sequía se traducen en fuertes impactos sobre el rendimiento, por lo general son aquellos que se inician con la diferenciación floral y disminuyen significativamente con el inicio del llenado del grano. Sin embargo la acción del estrés no es igual a lo largo de todo el ciclo, visualizándose una etapa de máximo efecto situada en torno de la antesis, aunque pueden haber compensaciones de manera tal que el impacto del estrés durante un período puede ser compensado por otro con condiciones hídricas favorables y de esta manera no se producirá disminución del rendimiento y si esto ocurre, la pérdida será menor. Cuando más cercano a la antesis resulta la ocurrencia del estrés, menor será la posibilidad de que ocurra una compensación.

Existe otro período de muy alto impacto, pero este resulta casi obvio, nos referimos al de la germinación-emergencia en la cual, la falta de agua impide la imbibición de la semilla y el consecuente inicio de las actividades metabólicas que determinan el crecimiento del embrión. También puede suceder que el contenido de agua edáfica en la zona donde se halla la semilla resulte suficiente para la iniciación de la germinación pero luego, el bajo contenido de humedad de las capas superiores del suelo no permite la continuidad del crecimiento de la plántula.

Productores, agrónomos y científicos han buscado desde tiempo inmemoriales, la manera de obviar o paliar la sequía, tal objetivo se ha mostrado de muy difícil logro; quizá la estrategia que parecería en principio más simple: situar el ciclo del cultivo en coincidencia con el período más favorable desde el punto de vista hídrico, no resulte fácil de seguir, puesto que en pocas regiones la limitación de agua se produce de manera tan sistemática y recurrente como en los climas mediterráneos y monzónicos; en la mayoría de los casos, la sequía se presenta de manera aleatoria. En otros, sin llegar a los ambientes desérticos, donde las precipitaciones no son suficientes para la mayoría de los cultivos, tal es el caso de la región Saheliana donde las posibilidades de la agricultura se remite a unas muy pocas especies como el mijo perla (*Pennisetum glaucum*) de reconocida resistencia a la sequía.

La búsqueda de resistencia mediante el mejoramiento genético ha sido -y continúa siendo- uno de los senderos más explorados. La obtención de un genotipo resistente a la sequía requiere la utilización de alguna característica de la planta, morfológica o fisiológica, relacionada con la resistencia, que sea de fácil identificación. Una de las características de mayor utilización ha sido el rendimiento, la causa de esta aceptación es fácil de entender: el rendimiento es, desde el punto de vista económico el atributo más importante de un cultivar. La premisa que sustentaba su utilización era sumamente simple: el genotipo que muestre un elevado rendimiento potencial, lo hará en la mayoría de los ambientes. Tal criterio no es aceptado por muchos investigadores, Blum (2005), por ejemplo, considera que el axioma no es correcto y la falla está en el significado de la “mayoría de los ambientes” pues puede haber ambientes en los cuales puede no evidenciarse el alto rendimiento potencial determinado bajo otro contexto ambiental.

Blum (2005), también pone en guardia a los biólogos moleculares cuando reportan el efecto de algún gen exótico que puede generar resistencia en un proceso de mejoramiento, hecho que muy raramente sucede, concluyendo que el efecto de un solo gen que podría inducir resistencia en ambientes caracterizados por la limitación hídrica, sólo podrá asegurarse cuando se considera a todo el sistema en términos de su rendimiento potencial, resistencia a sequía y eficiencia de utilización del agua.

Lo dicho en los párrafos precedentes no alientan al optimismo respecto de la posibilidad de obtener a corto plazo genotipos resistentes a sequía, ya sea mediante la utilización de la metodología genética tradicional, asistida por la fisiología vegetal, o por ingeniería genética. Por tal razón es importante considerar las técnicas agronómicas que permiten aumentar la captación y conservación del agua en el suelo y las que determinan un aumento de la eficiencia de utilización del agua por las plantas, siempre y cuando dicha eficiencia se logre de manera más significativa debido al aumento del numerador -peso seco de la parte aérea o rendimiento en granos- que por una disminución del denominador utilización de agua.

12. Bibliografía

- Austin, R.B. 1989. Prospects under stress. *In*: Plants under stress. T.J. Flowers & M.B. Jones (ed). Cambridge University Press. pp. 235-248.
- Berry, J.A. & J. Flexas. 2005. Effects of water stress on respiration in soybean leaves. *Plant. Physiol.* 139:466-473.
- Blum, A. 1983. Genetic and physiological relationships in plant breeding for drought resistance. *In*: Plant production and management under drought conditions. J.T Stone & W.O. Willis (eds). Elsevier Science Publishers B.V. Amsterdam, Oxford, N.York, Tokyo. pp. 195-205.
- Blum, A. 1988. Plant breeding for stress environment. CRC Press Inc. Boca Raton, Florida. 223 p.

- Blum, A. 2005. Drought resistance, water- use efficiency, and yield potential -are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Aust. J. Agr. Res.* 56:1159-1168.
- Bradford, K.J. & T.C. Hsiao. 1982. Physiological responses to moderate stress. *In: Physiological plant ecology II: Water relations and carbon assimilation. Encyclopedia of Plant Physiology.* vol 12B. O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, H. Ziegler (eds). Springer Verlag, Berlin. pp. 264-323.
- Bray, E., J. Bailey-Serres & E. Weretilnyk. 2000. Responses to abiotic stress. *In: Biochemistry and molecular biology of plants.* B. Buchanan, W. Gruissem & R.L. Jones (eds). American Society of Plant Physiologist, Maryland, USA. 1367 p.
- Burke, J.J., J.L. Hatfield, R.R. Klein & J.E. Mullet. 1985. Accumulation of heath shock proteins in field-grown cotton. *Plant Physiol.* 78:394-398.
- Dangl, J.L., R.A. Dietrich & H. Thomas. 2000. Senescence and programmed cell death. *In: Biochemistry & molecular biology of plants.* B. Buchanan, W. Gruissem, R.L. Jones (eds). American Society of Plant Physiologist, Maryland, USA. 1367 p.
- Davies, W.J., F. Tardieu & C.L. Trejo. 1993. Chemical signaling and the adaptation of plants to conditions where water availability is restricted. *In: Plant adaptation to environmental stress.* L.T. Fowden, J. Mansfield & J. Stoddart (eds). Chapman & Hall. London. pp. 209-222.
- Dodd, A.N., A.M. Borland, R.P. Haslam, H. Griffiths & K. Maxwell. 2002. Crassulacean acid metabolism: Plastic, fantastic. *J. Exp. Bot.* 53:569-580.
- Gardner, W.R. & H. Nieman. 1964. Lower limit of water availability to plants. *Science.* 1460-1462.
- Golberg, A.D. 1991. Comportement du maïs, de la téosinte diploïde perenne et d'hybrides en cas de sécheresse. Thèse de doctorat. Université Catholique de Louvain, (Louvain-La-Neuve, Belgique). Faculté des Sciences Agronomiques. 187 p.
- Golberg, A.D., J.F. Ledent & C. Renard. 1988. Comparison of *Zea diploperennis* and *Zea mays* under water stress conditions. *Agronomie* 8:405-410.
- Golberg, A.D., O. Jonas, M.C. Pereyra & J.F. Ledent. 1995. Nitrate reductase activity in nitrogen and water stress plants of bread wheat. *Cereal Res. Commun.* 23:433-439.
- Golberg, A.D., R. Peinetti, C. Cabeza, A. Kin, H. Paccapelo. 1991. Relaciones hídricas y comportamiento genotípico en trigo. I. Ensayos 1986-87. *In: Mejoramiento de la resistencia a la sequía en trigo.* M.M. Kohli (ed). CIMMYT. México D.F. pp. 44-62.
- Golberg, A.D., U. Boldes & J. Colman. 2003. La protección de los cultivos de los efectos del viento. *En: Viento, suelo y plantas.* A.D. Golberg & A.G. Kin (eds). Ediciones INTA. Buenos Aires, Argentina. pp. 75-130.
- Gollan, T., U. Schurr & E.D. Schulze. 1992. Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*. 1. The concentration of cation, anion, amino acids and pH of the xylem sap. *Plant Cell Environ.* 15:551-560.
- Hall, D.O. & K.K. Rao. 1994. Photosynthesis. Fifth Edition. Cambridge University Press. 210 p.
- Havaux, H. 1992. Stress tolerance of photosystem II *in vivo*. Antagonistic effects of water, heat, and photoinhibition stresses. *Plant Physiol.* 100:424-432.
- Hsiao, T.C. & K.J. Bradford. 1983. Physiological consequences of cellular water deficits. *In: Limitations to efficient water use in crop productions.* H.M. Taylor, W.R. Jordan & T.R. Sinclair (eds). American Society of Agronomy. Madison. pp. 227-265.
- Hsiao, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24:519-570.
- Innes, P. & J.A. Quarrie, 1987. Water relations. *In: Wheat breeding into scientific basis.* F.G.H. Lipton (ed). Chapman and Hall, London. pp. 314-337.
- Jonas, O.A, M.C. Pereyra, C. Cabeza, A.D. Golberg & J.F. Ledent 1990. Activity of nitrate reductase and acid phosphatase in leaves of wheat after a period of cessation of watering. *Cereal Res. Commun.* 18:299-305.

- Jonas, O.A., M.C. Pereyra, C. Cabeza, A.D. Golberg & J.F. Ledent. 1992. Recovery of nitrate reductase activity in wheat leaves after a period of severe water stress. *Cereal Res. Commun.* 20:13-18.
- Kramer, P.J. 1969. *Plant and soil water relationships: A modern synthesis*. Mc Graw Hill, New York. 482 p.
- Larcher, W. 1995. *Physiological plant ecological and stress physiology of functional Groups*. Springer. Berlin, Heidelberg, N. York, Barcelona, London, Milan, Paris. 506 p.
- Larcher, W. 2000. *Ecofisiología vegetal*. RiMa Artes e Textos. São Carlos (Brasil). 531 p.
- Levitt, J. 1972. *Responses of plants to environmental stress*. Academic Press. New York, London. 697 p.
- Ludlow, M.M & R.C. Muchow. 1988. Critical evaluation of the possibilities for modifying crops for high production per unity of precipitation. *In: Drought research priorities for the dry tropic lands*. E. Bidinger & C. Johansen (eds). ICRISAT. Patamcheru. pp. 179-211.
- Matthews, M.A., E. Van Volkenburg & J.S. Boyer, 1984. Acclimatation of leaf growth to low water potential in sunflower. *Plant Cell Environ.* 7:199-206.
- Monteith, J.L. & J. Elston. 1993. Climatic constraints on crop productions. *In: Plant adaptation to environmental stress*. L. Fowden, T.A. Mansfield & J. Stoddart (eds). Chapman & Hall. London, Glasgow, N.York, Tokyo, Melbourne, Madras. pp. 3-17.
- Morgan, J.M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35:229-319.
- O'Toole, J.C. 1989. Breeding for drought resistance in cereals: Emerging new technologies. *In: Drought resistance in cereals*. F.G.W. Baker (ed). ICSU Press C.A.B. International (U.K.). pp. 81-94.
- Passioura, J.B. 1983. Roots and drought resistance. *In: Plant production and management under drought conditions*. J.F. Stone & W.O. Willis (eds). Elsevier Science Publishers B.V. Amsterdam, Oxford, N. York, Tokyo. pp. 265-281
- Polle, A. & H. Rennenberg. 1993. Significance of antioxidants in plant adaptation to environmental stress. *In: Plant adaptation to environmental stress*. L. Fowden, T.A. Mansfield & J. Stoddart (eds). Chapman & Hall. London, Glasgow; N.York, Tokyo, Melbourne, Madras. pp. 263-273.
- Pollock, C.J., C.F. Eagles, C.J. Howarth, P.H.D. Shünmann & J.L. Stoddart. 1993. Temperature stress. *In: Plant adaptation to environmental stress*. L. Fowden, T.A. Mansfield & J. Stoddart (eds). Chapman & Hall. London, Glasgow, N.York, Tokyo, Melbourne, Madras. pp. 109-132.
- Pugnaire, F., L. Serrano Endolz & J. Pardos. 1994. Constraints by water stress on plant growth. *In: Handbook of plant and crop stress*. M. Pessarakli (ed). Marcel Dekker Inc. N.York, Basel, Hong Kong. pp. 243-256.
- Ribas-Carbo, M., N.L. Taylor, L. Giles, S. Busquets, P.M. Finnegan, D.A. Day, H. Lambers, H. Medrano, J.A. Berry & J. Flexas. 2005. Effects of water stress on respiration in soybean leaves. *Plant Physiol.* 139:466-473
- Salisbury, F.B. & C.W. Ross. 1992. *Plant physiology*. Wadsworth Publishing Company. Belmont, California. 682 p.
- Shalhevet, J. 1993. Plants under salt and water stress. *In: Plant adaptation to environmental stress*. L. Fowden. T. Mansfiel & J. Stoddart (eds). Chapman & Hall. London, Glasgow; N.York, Tokyo, Melbourne, Madras. pp. 133-154.
- Slatyer, R.O. 1967. *Plant water relationships*. Academic Press. London, N.York. 367 p.
- Taiz, L. & E. Zeiger. 2002. *Plant physiology*. Third Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Mass. 690 p.
- Tamarin, R.H. 1982. *Principles of genetics*. PWS Publishers. Boston, Mass. 732 p.
- Tardieu, F., N. Katerji, O. Bethenod, J. Zhang & W.J. Davies. 1991. Maize stomatal conductance in the field, its relationships with soil and plant water potentials, mechanical constraints and ABA concentration in the xylem sap. *Plant Cell Environ.* 15:185-192.
- Volkmar, K.M. & W. Woodbury. 1995. Plant-water relationships. *In: Handbook of plant and crop physiology*. M. Pessarkli (ed). Marcel Dekker, Inc. New York, Basel, Hong Kong. pp. 23-43.

- Wright, G.C. & R.C.G. Smith. 1983. Differences between two sorghum phenotypes in adaptation to drought stress. II Root water uptake and water use. *Aust. J. Agr. Res.* 34:627-636.
- Younis, M.A., A.W. Pauli, H.L. Mitchell & F.C. Sticker. 1965. Temperature and its interaction with light and moisture in nitrogen metabolism of corn (*Zea mays* L) seedlings. *Crop Sci.* 5:321-326.
- Zobel, R.W. 1984. Crop manipulation use of water, constraints and potential techniques in breeding for efficient water use. *In: Limitation to efficient water use in crop production.* N.M. Taylor, W.R. Jordan & T.R. Sinclair (eds). American Society of Agronomy Inc.; Soil Science Society of America Inc. pp. 381-392.

Apéndice: La fotosíntesis: el proceso más importante de la naturaleza

Usted podrá juzgar la importancia fundamental que reviste la fotosíntesis para el funcionamiento de la naturaleza a partir de las siguientes afirmaciones: Es posible decir que en una situación límite podría concebirse un planeta Tierra formado por los componentes abióticos, las plantas, algunos insectos del suelo que se encargan de realizar los primeros pasos en el reciclaje de la materia orgánica y los microorganismos que concluyen este proceso (los descomponedores), ningún otro heterótrofo sería necesario. Las plantas se las arreglarían para gobernar el ecosistema; como se ve, el hombre no es tan importante como se piensa.

A través de los millones de años de existencia de las plantas en la Tierra, la fotosíntesis ha permitido: que la concentración de oxígeno alcanzara un valor compatible con la vida de otros organismos; que se mantuviera el tenor de CO₂ en la atmósfera que permitió que la temperatura del planeta sea compatible las diferentes formas de vida; proveernos de alimentos a todas las especies heterótrofas, obviamente incluidos nosotros y ya que hablamos del hombre también nos han provisto de materiales para nuestra vivienda, amoblamiento, el papel -producido a partir de la celulosa ha sido un soporte formidable de nuestra cultura y por si esto fuera poco, la principal fuente de energía que permitió el impresionante crecimiento económico del siglo pasado ha sido el petróleo, un producto de la actividad fotosintética de las plantas en eras geológicas pretéritas.

Todo el proceso fotosintético tiene lugar en las organelas denominadas cloroplastos que son corpúsculos de naturaleza membranaria, incluidos en el citosol de las células del mesófilo foliar -un tejido que se halla por debajo de la epidermis de la hoja-. Los cloroplastos contienen todo el dispositivo -enzimas, pigmentos, moléculas transportadoras- necesario para realizar la totalidad del acto fotosintético.

La fotosíntesis es la resultante de dos procesos que funcionan en paralelo y de manera interdependiente; en uno de ellos la energía radiante emitida por el sol es absorbida por la clorofila, aunque no todas las longitudes de onda que llegan a la superficie terrestre son absorbidas por igual por ese pigmento, la clorofila como todos los pigmentos vegetales poseen sensibilidad espectral, presentando dos picos de absorción, uno en la región del azul -alrededor de los 400 nm- y en el rojo -660 nm-, aunque otros pigmentos como los carotenos y xantófilas contribuyen absorbiendo energía en longitudes de onda donde no lo hace la clorofila.

De manera muy simplificada puede decirse que una vez que la luz excitó las moléculas de clorofila se produce un desplazamiento de electrones que siguen una vía de transferencia muy compleja, mediada por transportadores, al final esta cadena de transferencia da lugar a dos sucesos que son fundamentales para la continuidad del proceso, por un lado la nicotinamida piridín dinucleótido (NADP⁺) oxidada es reducida a NADPH, este compuesto provee el poder reductor necesario para reducir al CO₂ en la que podría llamarse etapa oscura que veremos a continuación y también se produce un aumento de la energía del sistema la cual es utilizada para producir un enlace fosfato energético generándose adenosil tri fosfato (ATP), a partir del adenosil di fosfato. El ATP es la pila que conserva y libera la energía necesaria para todas las reacciones endergónicas -aquellas que consumen energía- de los seres vivos. Esta energía encerrada en la molécula de ATP podrá utilizarse en la etapa oscura de la fotosíntesis o en cualquier otra reacción del metabolismo celular donde es requerida, por ejemplo, en la asimilación del NO₃⁻, absorbido por las raíces y en la serie de transformaciones que suceden hasta llegar a la síntesis de proteínas. La etapa de la fotosíntesis que acabamos de describir -mal llamada etapa clara o lumínica tiene lugar en -los tilacoides forman la estructura membranaria interna de los cloroplastos.

La etapa que terminamos de describir donde la energía lumínica del sol es utilizada para producir poder

reductor y ATP constituye la parte más original de la fotosíntesis. La etapa siguiente, llamada etapa oscura o ciclo de Calvin-Benson -fueron los dos investigadores estadounidenses que describieron el ciclo que lleva su nombre-, aunque bastante complejo por cierto, es un ciclo metabólico convencional. Calvin-Benson tiene lugar en la porción no membranaria de los cloroplastos llamada estroma.

Aclaremos al pasar porque consideramos que no es correcta la denominación de etapa luminosa y etapa oscura; en realidad esta división se originó en las experiencias de Blackman que fue quien demostró que el proceso fotosintético mostraba dos etapas bien diferenciadas, una sensible a la luz e insensible al CO_2 y a la temperatura -etapa clara- y otra sensible al CO_2 y a la temperatura -e insensible a la luz -etapa oscura-. Sin embargo, la luz es requerida en la totalidad del proceso fotosintético; por ejemplo: la enzima ribulosa di fosfato carboxilasa que es fundamental para la realización del ciclo de Calvin es activada sólo en presencia de luz.

El ciclo de Calvin-Benson o en carbono tres (C_3) -pronto aclararemos el significado del C_3 - tiene tres pasos relevantes: en el primero, un hidrato de carbono de 5 carbonos, la ribulosa difosfato (RiDP) es carboxilada por el CO_2 proveniente de la atmósfera exterior, con la intervención de la enzima Ribulosa difosfato carboxilasa, la cual por su importancia en el metabolismo vegetal merece un tratamiento especial:

La ribulosa difosfato carboxilasa o Rubisco

La enzima que tratamos aparece curiosamente denominada con dos nombres, pronto explicaremos la razón bioquímica de esto. Pero antes puede decirse que es la enzima más abundante en la naturaleza, la cual como se dijo precedentemente cumple un rol fundamental en el ciclo de Calvin-Benson, su afinidad por el CO_2 no es muy elevada, hecho que explica en cierta medida la baja eficiencia del ciclo, siendo compensado en parte por la muy alta concentración de la enzima en el cloroplasto. Pero además de esta característica, posee otra de gran importancia: tiene una doble función, por un lado actúa como carboxilante en el paso ya comentado, pero por otra parte puede actuar también como oxidasa, esto dependerá de la relación CO_2/O_2 , una mayor concentración de CO_2 respecto de O_2 determinará el predominio de la función carboxilante y en caso inverso se aumentará la actividad oxidativa, precisamente esta última función es la que ha inducido la rebautización de la enzima como Rubisco, esto es ribulosa difosfato carboxilasa/oxidasa, apelando a su doble función.

La función oxidativa de la enzima da origen a un proceso denominado fotorrespiración, el sufijo respiración viene porque al igual que en la respiración, hay un sustrato -hidrato de carbono- que es oxidado, produciéndose la liberación de CO_2 . Pero esta es la única similitud que existe porque la fotorrespiración, como proceso ligado a la fotosíntesis, tiene lugar exclusivamente a la luz -de allí deriva el prefijo foto-, además mientras que la respiración se realiza en las mitocondrias, todo el proceso de la fotorrespiración tiene lugar en tres organelas: cloroplastos, peroxisomas y mitocondrias, a diferencia de la respiración cuyo funcionamiento genera energía en forma de ATP, la fotorrespiración produce una pérdida neta de CO_2 sin una concomitante producción de energía, los sustratos oxidados en la respiración y en la fotorrespiración son distintos y todas las enzimas, así como los compuestos intervinientes son diferentes.

Los investigadores se han venido interrogando sobre la/s razón/es de esta sorprendente pérdida de CO_2 ; la teoría evolutiva induce a pensar que una especie que posee alguna característica que disminuya sus posibilidades adaptativas sería eliminada. Una de las hipótesis más plausibles que permitiría explicar la existencia de la fotorrespiración a la luz de la teoría evolutiva estima que la fotorrespiración es uno de los recursos metabólicos de los que se vale la célula para evacuar el exceso de energía que podría derivar de una limitación del ciclo de Calvin y de esta manera evitar la producción de especies reactivas de oxígeno y por lo tanto el daño que estas pueden ocasionar a las estructuras del cloroplasto.

Volvamos a Calvin

Carboxilada la RiDP, se escinde en dos moléculas de ácido fosfoglicérico (APG) o fosfoglicerato; de aquí deriva la otra denominación que le es dada a Calvin: Ciclo en C_3 , pues el primer compuesto estable producido por la carboxilación de la RiDP es el APG: un compuesto -hidrato de carbono- de tres átomos de

carbono. En el paso siguiente el APG es reducido a fosfogliceraldehído (PGA) mediante el NADPH que había sido producido en la primera parte del proceso, la cual -a falta de mejor denominación- llamaremos etapa clara. En este punto se produce el nexo de dicha etapa con Calvin y es otro punto crucial del proceso fotosintético pues gracias a la energía radiante proveniente del sol, un compuesto oxidado -el APG- es elevado a un nivel de energía mayor al ser reducido por el NADPH.

La síntesis de una triosa que representa la ganancia neta de Calvin requiere la incorporación de tres moléculas de CO_2 lo cual sucede al cabo de tres vueltas del ciclo, además se regenerarán tres moléculas de RiDP.

Existen variantes del proceso explicado anteriormente: ciclos en C_4 y CAM

La naturaleza en su incesante accionar para lograr formas de vida más adaptadas a determinadas circunstancias ambientales logró dos variantes del proceso relatado precedentemente, en ambos casos la primera parte que se refiere al procesamiento de la energía radiante se mantiene sin modificaciones, también es necesario aclarar que en definitiva la asimilación final del carbono se realiza mediante el ciclo de Calvin. Las primeras evidencias de que existía una variante del ciclo de Calvin -o en C_3 - fueron obtenidas por Kortschak (Taiz & Zeiger, 2002), quien observó que cuando hojas de plantas de caña de azúcar eran expuestas por algunos segundos a una atmósfera con $^{14}\text{CO}_2$ -isótopo radioactivo del $^{12}\text{CO}_2$ -, la primera molécula que aparecía marcada no era el fosfoglicerato como sucede en Calvin sino compuestos de 4 carbonos, malato o aspartato. Así fue que se descubrió una variante de Calvin donde los primeros compuestos estables diferían de este, el nuevo ciclo fue denominado en C_4 para diferenciarlo de Calvin. Sucede en plantas originarias de ambientes tropicales y subtropicales, caracterizados por altas irradiancias y con alguna limitación hídrica, ya sea permanente o estacional.

Entre los numerosos ejemplos de especies cultivadas muy conocidas que poseen el ciclo C_4 pueden citarse, caña de azúcar, maíz, sorgo, pastos tropicales como el llorón, los *Panicum*, también hay géneros de dicotiledóneas como *Amaranthus*, *Quenopodium*, *Atriplex*, este último se caracteriza por presentar especies en C_4 y otras en C_3 . Algunas de las malezas más agresivas como *Cynodon dactylon* y *Sorghum alepense*, tienen también el ciclo en C_4 .

Varias son las diferencias entre C_3 y C_4 que pueden citarse, en primer lugar respecto de la anatomía foliar: la estructura anatómica de las plantas en C_4 presentan una diferenciación estructural y funcional donde células mesofílicas rodean completamente al tejido conductor, formando la vaina perivasculosa y otras capas de células mesofílicas están dispuestas de manera radial respecto de los haces conductores formando el parénquima radial. En la vaina perivasculosa se realiza el ciclo de Calvin mientras que en las células del parénquima radial tiene lugar el proceso que caracteriza al ciclo en C_4 , a saber: la carboxilación de un compuesto diferente de la RuDP, el fosfoenol piruvato o ácido fosfoenol pirúvico (PEP), la enzima que realiza esta carboxilación es la fosfoenol piruvato carboxilasa (PEP carboxilasa) que tiene una afinidad por el CO_2 mucho mayor que la Rubisco y en esto estriba la diferencia más importante del ciclo en C_4 respecto de Calvin-Benson.

Desde el punto de vista anatómico, el mesófilo foliar de las plantas en C_3 no poseen diferenciación funcional, a pesar que desde el punto de vista estructural se distinguen entre parénquima en empalizada y lacunar, en ambos se produce el ciclo en C_3 . En cambio, la estructura anatómica de las hojas de taxones C_4 responden a una diferenciación funcional donde en la vaina perivasculosa se realiza el ciclo en C_3 , mientras que en el mesófilo radial tiene lugar la fijación primaria del CO_2 siendo el PEP su aceptor, el ácido málico o aspártico, primer compuesto estable que se produce después de la carboxilación del PEP es transportado a través de los plasmodesmos hasta las células de la vaina perivasculosa donde sufre una descarboxilación, el CO_2 producido por esa descarboxilación es introducido a Calvin, entonces por acción de la Rubisco se carboxilará la RuDP con el CO_2 liberado desde el malato.

Cabría preguntarse ¿cuál es la razón de este ciclo adicional si finalmente es en Calvin donde se producen los hidratos de carbono fotosintéticos? En la diferencia de afinidades por el sustrato de la PEP carboxilasa y la Rubisco debemos buscar la respuesta a este interrogante pues al ser la afinidad de la primera enzima mucho mayor que la de Rubisco, la capacidad de fijar CO_2 de las plantas en C_4 es muy superior que las C_3 . El ciclo adicional funciona entonces como un acumulador de CO_2 , transfiriéndolo luego a Calvin, de manera tal que la Rubisco puede actuar en condiciones de muy alta concentración del sustrato, aumentando la velocidad

de carboxilación de la RuDP. Además esta variante tiene otro efecto de gran importancia pues al aumentar la concentración del anhídrido carbónico en las células de la vaina perivasular, se anula la fotorrespiración, no olvidemos que este proceso está relacionado por las concentraciones relativas de O₂ y CO₂. El incremento de la velocidad de carboxilación conjuntamente con la anulación de la fotorrespiración tiene como resultado un aumento de la tasa fotosintética en las C₄, es decir del CO₂ asimilado por unidad de superficie y de tiempo. Pero esto no es todo, la relevancia del proceso en relación con la limitación hídrica deviene del hecho de que la PEP carboxilasa, debido a su alta afinidad por el CO₂ puede asimilarlo aún cuando, por acción del cierre estomático, la concentración interna del gas es reducida, en esas condiciones la Rubisco no actuaría, dada su baja afinidad por el sustrato, pero si lo puede hacer la otra carboxilasa, transfiriendo en última instancia a Calvin, el CO₂ fijado en el ciclo adicional. Por esta razón, la eficiencia de uso del agua (EUA), -kg de materia seca producida por kg de agua consumida- es más elevada en las C₄ respecto de las C₃.

Plantas CAM

La denominación deriva del inglés crassulacean acid metabolism (metabolismo ácido de las crasuláceas). El ciclo, desde el punto de vista evolutivo, representa la máxima adaptación que poseen algunas especies respecto de la economía del agua. El término crassulaceae está relacionado con el hecho de que fue descubierto en plantas de dicha familia pero luego fue puesto en evidencia en numerosas especies de regiones áridas pertenecientes a familias como: Agavaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Euphorbiaceae, Liliaceae, Orchideaceae (Hall & Rao, 1995).

Acostumbramos comentar a los estudiantes de Fisiología Vegetal, al comparar los ciclos C₄ y CAM que, mientras el primero corresponde, desde el punto de vista estructural, a una compartimentación espacial puesto que el proceso metabólico total se realiza en el mesófilo radial y la vaina parenquimática; en el segundo caso, la compartimentación es temporal pues una parte del ciclo sucede durante el período nocturno y la otra durante las horas del día.

¿Qué sucede durante la noche?

En las horas de oscuridad, los estomas se encuentran abiertos, el PEP es carboxilado por el CO₂ atmosférico, mediante la acción de la PEP carboxilasa formándose oxalacetato, esto sucede en el citoplasma de las células foliares donde se localiza la enzima, posteriormente el oxalacetato es reducido a malato por acción de la malato deshidrogenasa y el malato es acumulado en las vacuolas de las células del mesófilo.

¿Y durante el día?

Los estomas se encuentran cerrados, el malato es transportado al citoplasma y descarboxilado allí por la enzima málica, la reacción produce piruvato y CO₂. El CO₂ liberado penetra en el cloroplasto e ingresa en el ciclo de Calvin.

¿Cuál es la ventaja adaptativa de este ciclo?

La respuesta resulta bastante obvia: Al estar los estomas cerrados durante las horas de luz, la pérdida de agua por transpiración se minimiza, por tal razón poseen el ciclo CAM, algunas de los taxones más conspicuos de las regiones áridas. Dodd *et al.* (2002) dan cuenta de una importante plasticidad del ciclo, de esta manera, hay especies en C₃ que ante deficiencias hídricas cambian su ciclo al CAM, estas especies reciben el nombre de CAM facultativas.

Si se comparase la eficiencia de utilización del agua de los tres ciclos tendríamos en primer lugar a las

especies CAM como las más eficientes, seguidas por las C_4 y en tercer lugar las C_3 . En cambio, la productividad de las CAM absolutas es bastante menor que en los otros dos grupos, la explicación de este comportamiento está relacionada con las limitaciones para la acumulación del CO_2 tomado durante la noche debido a que la capacidad de las vacuolas de las células del mesófilo foliar para almacenar ácidos orgánicos es limitada. De todos modos dicha baja productividad, desde el punto de vista adaptativo, es irrelevante en las CAM dado que el proceso evolutivo privilegió en estas especies la economía del agua y bajo este aspecto, son maravillosamente eficientes.

Un aspecto importante a reafirmar es que tanto el ciclo C_4 como el CAM son formas de acumulación de CO_2 pero en última instancia, en ambos ciclos, la síntesis de hidratos de carbono, uno de los sucesos fundamentales del proceso fotosintético, se produce en Calvin.

ECOFISIOLOGIA DE LAS PLANTAS BAJO RIEGO

6

Juan Bruno Cavagnaro

1. Introducción
2. Definición y tipos de riego
3. Superficie regada a nivel mundial, continental y argentino
4. El agua recurso escaso. Eficiencias de riego
5. Evapotranspiración
6. Eficiencia de uso de agua del cultivo
7. Ecofisiología de plantas bajo riego
8. Periodos críticos de necesidad hídrica
 - 8.1. Hortalizas
 - 8.2. Frutales
9. Nuevos métodos de aplicación de restricción hídrica
10. Exceso de riego. Anegamiento. Efectos fisiológicos
11. Riego y salinidad
 - 11.1. Sales más comunes en la solución del suelo
 - 11.2. Efecto fisiológico del exceso de sales en las aguas de riego
 - 11.2.1. Disminución del potencial osmótico de la solución que rodea las raíces
 - 11.2.2. Requerimiento de lixiviación
 - 11.2.3. Efecto tóxico específico de iones
 - 11.2.4. Tolerancia de los cultivos a la salinidad
12. Bibliografía

1. Introducción

El agua es uno de los factores esenciales para el crecimiento de las plantas. La vegetación presente en una región determinada de la tierra está fuertemente ligada al clima de esa región. El contenido de agua (a nivel atmosférico y del suelo) junto con la temperatura son los factores más importantes que limitan el crecimiento de las plantas en las distintas regiones fitogeográficas del mundo. Obviamente, la distribución de las precipitaciones (lluvia y nieve) no es uniforme en el planeta. Tampoco son uniformes las pérdidas de agua desde el suelo a la atmósfera. El balance hídrico entre la precipitación (lluvias y/o nieve) y las pérdidas (evapotranspiración, drenaje, escorrentía) que ocurren en un lugar determinado, establecen situaciones de exceso, deficiencia o disponibilidad adecuada de agua para los vegetales que viven en ese lugar. Esta caracterización de exceso, deficiencia o buena disponibilidad, en realidad es bastante simplista, pues en la práctica estas condiciones no tienen límites estrictos y además pueden variar en el tiempo y tener consecuencias diferentes según las especies consideradas.

En muchos sistemas agropecuarios el agua es uno de los factores limitantes de la producción. En general, cuando se piensa en el agua como limitante de la producción, se piensa en la escasez de este recurso. Sin embargo, en otras circunstancias, el agua limita la producción, no por ser escasa sino por exceso.

El riego ha sido una práctica humana muy antigua. Desde la antigüedad el hombre ha practicado el riego para mejorar la producción de algunos cultivos o directamente para poder cultivar en áreas donde la agricultura sería imposible sin el riego.

Ha sido pues, una actividad que ha contribuido a aumentar los rendimientos y de esa forma a aliviar el hambre en extensas zonas del mundo. Estos beneficios del riego son cada vez más necesarios para satisfacer las demandas en calidad y cantidad de la creciente población humana. En contraposición con estas innegables ventajas del riego, debemos reconocer y reflexionar sobre los problemas de salinización que afectan al 50% de las tierras irrigadas del mundo y de la baja eficiencia de riego que muestran la mayoría de las zonas irrigadas.

El riego es la herramienta ideal para optimizar el aporte de agua a nivel de raíces. Si no existen otros factores limitantes, un nivel óptimo de agua garantiza un máximo crecimiento y producción de biomasa. Sin embargo, cabe preguntarse si esas condiciones son siempre las mejores desde el punto de vista agronómico. Probablemente, en muchos casos la máxima producción de biomasa producida por un cultivo se correlaciona directamente con el mayor rendimiento agronómico. Pero en otros casos esto no es así, pues en muchos cultivos la máxima biomasa implica problemas de falta de equilibrio entre el crecimiento y las estructuras reproductivas de las cuales depende el rendimiento; es decir, se establecen competencias entre los destinos vegetativos y reproductivos disminuyendo los rendimientos. Otra consecuencia del exceso de crecimiento vegetativo en la mayoría de los cultivos frutícolas, es la baja irradiación que incide sobre las zonas de diferenciación de las yemas frutíferas, lo cual se traduce en menor cantidad de frutos al año siguiente. Finalmente, en los últimos años se han desarrollado prácticas de restricción hídrica orientadas a mejorar la calidad organoléptica de los frutos obtenidos, comparados con los provenientes de plantas con riego más abundante.

Debido a los costos que se derivan de la construcción, mantenimiento y distribución del agua en sistemas bajo riego, los cultivos seleccionados para agricultura regadía son aquellos que tienen una alta rentabilidad por kilogramo de producto comercial cosechado, mayormente cultivos hortícolas y frutícolas.

2. Definición y tipos de riego

Israelsen & Hansen (1962) definieron el riego como la “aplicación artificial de agua a la tierra, con el fin de suministrar a las especies vegetales la humedad necesaria para su desarrollo”. Grassi (1998), remarca que el “riego es una actividad resultante de las acciones de los hombres”, es decir no debemos considerar riego el agua que llega a un lugar de menor altitud en forma circunstancial y no controlada. El concepto de riego también involucra las medidas que el hombre toma para obtener y derivar el agua de las fuentes y para evitar el exceso de agua, es decir las obras de drenaje cuando ellas son necesarias.

Se pueden distinguir tres tipos de riego: a) *integral*, b) *complementario* y c) *suplementario* (Grassi, 1998). Consideramos *riego integral*, cuando el aporte de la lluvia al proceso evapotranspiratorio es tan bajo que no son posibles los cultivos sin irrigación, es decir la agricultura no existiría sin el aporte de agua de riego; en este caso, el período de tiempo con déficit hídrico y la magnitud del mismo sólo permiten el crecimiento y la supervivencia de plantas adaptadas a esos ambientes, las cuales no son las consideradas en los cultivos tradicionales. El *riego es complementario*, cuando el aporte de la lluvia cubre entre un 30 y un 60% de las demandas evapotranspiratorias del cultivo; este déficit de agua requiere necesariamente complementar en mayor o menor medida el agua de lluvia para obtener rendimientos rentables en forma regular a través del tiempo. El *riego suplementario* implica casos en que la evapotranspiración es satisfecha por la lluvia y sólo se requiere regar para cubrir pequeñas irregularidades en algunos años y/o en ciertos momentos del cultivo, es decir en este tipo de riego la agricultura es posible sin esta práctica, pero la irrigación le aporta regularidad al sistema agrícola. En los dos primeros casos la obtención de rendimientos económicamente aceptables, justifican y requieren el desarrollo de sistemas de riego con su correspondiente infraestructura.

3. Superficie regada a nivel mundial, continental y argentino

No es fácil encontrar estadísticas modernas y precisas sobre las superficies irrigadas a distinto nivel. Los datos muchas veces son muy diferentes según la fuente consultada o el método utilizado para su estimación.

La superficie bajo riego en el mundo se estima actualmente en 277 millones de hectáreas (Fig. 1). Esta superficie, constituye un 16-17% del total cultivado del mundo. Sin embargo, la importancia de la agricultura bajo riego es destacable pues se calcula que ella provee casi el 40% de la producción del mundo (Grassi, 1998) lo que indica una producción por hectárea muy superior al resto de las tierras cultivadas. La superficie se ha triplicado desde el año 1950 a la fecha, aunque la tasa de aumento se ha reducido drásticamente en las últimas décadas. Del total de agua dulce utilizada por el hombre, casi un 70% se destina a la agricultura, un 20% a uso industrial y 10% a uso residencial. En el futuro se pronostica una disminución de la proporción destinada a riego agrícola y un aumento de los usos industriales y residenciales como consecuencia del crecimiento poblacional e industrial de la humanidad. Además, es importante remarcar que en varias regiones del mundo tanto los ríos como las napas que proveen agua para riego están sobreexplotadas (Mygatt, 2006). Por lo tanto, en las próximas décadas será necesario aumentar la producción de alimentos, con menor disponibilidad de agua para irrigación.

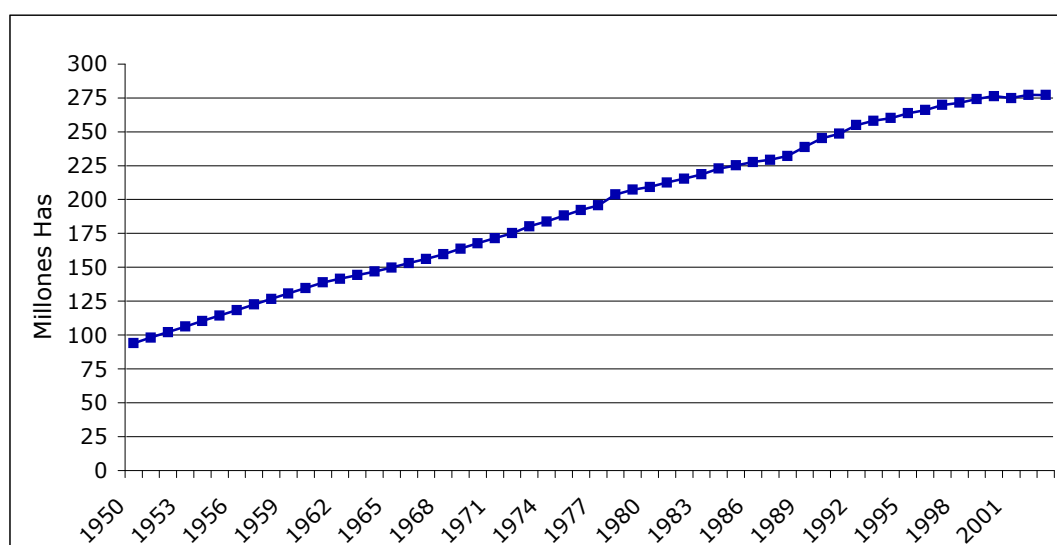


Figura 1. Superficie irrigada mundial desde 1950 a 2003. Elaborada a partir de datos de Wordlwatch Institute (2001) y FAOSTAT Statistics Database (apps.fao.org. 2006).

Tomando en cuenta los distintos continentes, la mayor superficie irrigada corresponde a Asia, con alrededor del 70% del total mundial, dedicada principalmente al cultivo del arroz, alimento básico para la población de ese continente.

Según Bertranou & Schulze (1993), Sudamérica posee una superficie irrigada muy reducida respecto a otros continentes, pues sólo se riegan 15 millones de hectáreas. Cinco países, México, Bra-

sil, Argentina, Chile y Perú suman 12.12 Mha (81% del continente), sobresaliendo México que posee 5.15 Mha.

En el caso de la Argentina, según la misma fuente anterior, la superficie regada en 1989, alcanzaba a 1.750.000 hectáreas. Del total irrigado en la Argentina se destacan la zona de Cuyo (Mendoza y San Juan con cerca de 500.000 has, y del Noroeste (Salta, Jujuy, Tucumán, Catamarca, Santiago del Estero y La Rioja) con una superficie levemente inferior a la de Cuyo. Cabe resaltar el aumento importante registrado en los últimos años en zonas de la pampa central donde el riego se usa fundamentalmente como complemento para momentos de escasez temporaria de agua. Si bien a nivel mundial, el aumento de la superficie irrigada es poco factible, en el caso de Argentina, las perspectivas son más favorables, sobre todo en algunas cuencas y ríos subutilizados actualmente. En esos casos, el uso del agua, no sólo para irrigación sino para generación de energía eléctrica debería aumentar en el futuro cercano. Esto no excluye, la urgente necesidad de efficientizar la utilización del agua para riego y otros usos en nuestro país.

4. El agua recurso escaso. Eficiencias de riego

El valor del agua es un concepto intuitivo en la mayoría de las personas y sobre todo en los habitantes de regiones áridas y semiáridas del mundo. El agua es un elemento esencial para la vida tal como la conocemos. A este valor biológico se le agrega además, el valor económico y social que tiene para la humanidad. En los últimos años se ha tomado conciencia a nivel mundial que el agua dulce es un recurso escaso y que probablemente constituya uno de los elementos de conflicto de la humanidad en el futuro.

La importancia y el buen uso que debemos hacer del agua están sintetizados por Grassi (1966a) en una expresión del Dr Israelsen quien decía que “ningún hombre tiene derecho a gastar el agua que otro hombre necesita”. Nuestra legislación considera al agua como un bien público, que se concede para su uso urbano, agrícola o industrial. Es decir, el Estado no pierde la propiedad del agua y por lo tanto quien la usa, aún dentro de una propiedad privada, debe hacerlo con responsabilidad evitando el mal uso de la misma.

Una forma de economizar agua es *evitar las pérdidas* que ocurren en las distintas etapas que sigue el agua hasta su aplicación al cultivo. Estas pérdidas incluyen el agua que no ingresa a la planta es decir, la que se pierde por evaporación directa desde el suelo, por escorrentía y por percolación profunda (debajo de la zona explorada por las raíces). Las pérdidas se expresan en hidrología agrícola como una relación llamada eficiencia (Grassi, 1966b). De acuerdo con este autor debemos considerar: a) eficiencia en la conducción, b) eficiencia dentro de la parcela y c) eficiencia del sistema de riego.

Eficiencia en la conducción: incluye todas las pérdidas en la red de canales hasta llegar a la propiedad. Esta eficiencia expresa la relación entre el agua que llega a la propiedad y el agua derivada del río o del embalse. Los valores de eficiencia de conducción reportados por Grassi varían entre 15 y 55% dependiendo de los países evaluados y los autores citados.

Eficiencia dentro de la propiedad: incluye dos aspectos, b1) *pérdidas en el sistema de distribución interno*, referidas a las pérdidas por evaporación y percolación profunda en todas acequias y b2) *pérdidas en la parcela regada*, debidas al agua que escurre de la parcela y al agua que se pierde por percolación profunda.

Eficiencia del sistema de riego: en el cual debe considerarse: c1) *eficiencia de aplicación del agua*, en este caso, los sistemas de riego localizado (aspersión, microaspersión, goteo) tienen eficiencias de aplicación muy altas (aprox. 90%) comparadas con los sistemas de riego superficial (60%); c2)

eficiencia de uso consuntivo: evalúa el volumen de agua realmente transpirado respecto al aplicado; c3) *eficiencia de almacenaje y distribución de agua*: toma en consideración la uniformidad en la distribución del agua en todos los sectores del perfil regado y la cantidad de agua almacenada en el suelo respecto a la zona radical.

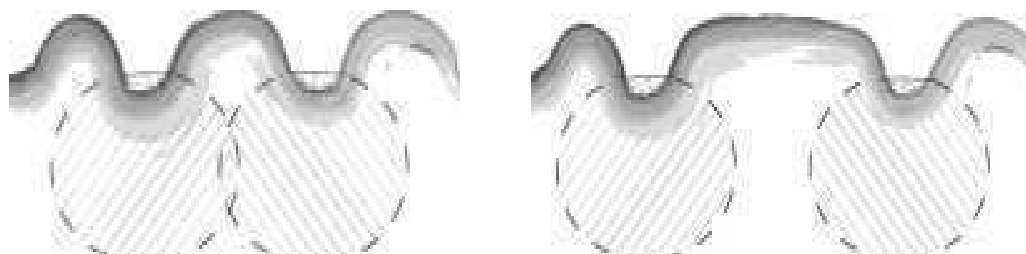


Figura 2. Distribución del agua en el suelo con dos espaciamientos de surcos diferentes.

La Figura 2 muestra un esquema de la distribución del agua en el suelo en un sistema de riego por surcos con diferente distancia entre surcos. En el caso de la izquierda la distancia entre surcos permite un mojado del suelo en forma total y uniforme. En cambio, en el caso de la derecha, la distancia de los surcos es excesiva y en consecuencia, existen zonas que no son humedecidas por el riego, disminuyendo la uniformidad de mojado del suelo.

En otros casos, la falta de uniformidad en la zona humedecida por el riego se debe al tiempo de riego que se aplica en la melga o el surco. La Figura 3 esquematiza un caso en el cual para poder cubrir la zona radical del cultivo en el extremo de la melga, se debe extender el tiempo de riego, lo cual provoca un exceso de agua en la cabecera (zona sombreada por debajo de la profundidad explorada por raíces), con los consiguientes problemas de falta de aireación en esa zona, que pueden afectar el crecimiento del cultivo.

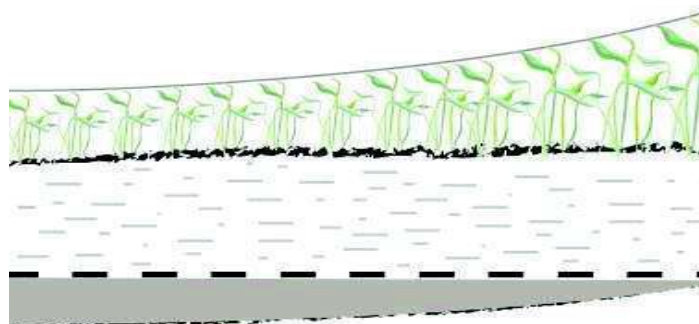


Figura 3. Esquema mostrando un mojado excesivo en la cabecera y adecuado en el pie.

Un caso opuesto al anterior se muestra en la Figura 4. En ella se esquematiza un mojado del suelo hasta la profundidad alcanzada por las raíces (línea punteada inferior) en la cabecera de la melga. Pero debido a un tiempo de riego insuficiente, el agua infiltrada en el extremo de la melga es insuficiente para mojar adecuadamente el perfil explorado por las raíces en este sector de riego. En consecuencia, las plantas del extremo tienen menor crecimiento que en la cabecera debido al déficit hídrico que sufren en cada riego.

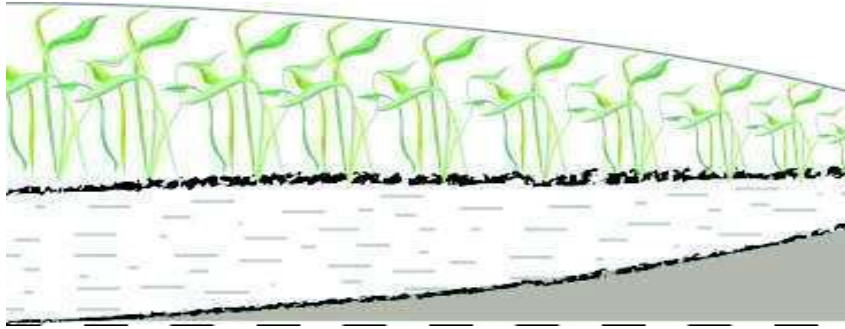


Figura 4. Esquema mostrando un riego adecuado en la cabecera pero deficiente en el extremo de la melga.

Los sistemas de riego localizado (aspersión, goteo, microaspersión) sin duda aumentan en forma notable la eficiencia global del riego. Además, son irremplazables en ciertas condiciones donde la topografía hace muy riesgoso o imposible el riego superficial. Como contrapartida, requieren mayores inversiones para su implementación aunque en algunos casos, esa mayor erogación se compensa con ahorros en trabajos de nivelación.

Los interesados en medir las distintas eficiencias y en mejorarlas pueden consultar los numerosos tratados de hidrología agrícola escritos al respecto, entre los cuales mencionamos: Grassi (1966b; 1998), INTA (1966), De Santa Olalla Mañas & De Juan Valeros (1993), Chambouleyron (2005).

5. Evapotranspiración

La evapotranspiración (ET) o pérdida de agua hacia la atmósfera incluye dos procesos: a) evaporación (E) de agua desde el suelo y b) transpiración (T) de la planta. Durante las primeras etapas de un cultivo anual, la proporción de agua perdida por E es muy superior al agua transpirada. A medida que el cultivo avanza en el ciclo, esta proporción se va invirtiendo y una vez que se logra la cobertura total, la T es el componente fundamental de la ET. Es importante remarcar que para la fisiología de la planta y para la productividad agrícola, sólo es importante el agua que pasa a través de ella, es decir el agua transpirada.

Se denomina *Evapotranspiración potencial* (ETp) a la máxima tasa de pérdida de agua de un cultivo extenso que cubre totalmente el suelo, se encuentra en activo crecimiento y sin restricciones hídricas del suelo, bajo ciertas condiciones climáticas. La aclaración de extenso, incluye la necesidad de evitar la advección en los bordes, que puede influir en la determinación en ambientes áridos y semiáridos. La ETp de distintos cultivos, para una misma condición climática, varía entre un 10 y un 20% debido a diferencias en color, altura, características aerodinámicas y conductancia de la canopia (Loomis & Connor, 1992).

La *Evapotranspiración real o actual* (ETa) es la que se produce en esas condiciones ambientales, pero donde la cobertura puede no ser total y los niveles de humedad del suelo varían entre riego y riego. La ETa es menor que la ETp debido al contenido de agua del suelo, a la falta de cobertura total y a las características morfológicas y fisiológicas de cada cultivo.

Otro término, introducido por Doorenbos & Pruitt en 1974, muy usado en el estudio de la evapotranspiración es el de *Evapotranspiración de referencia* (ETo). La ETo es la pérdida de agua de una superficie extensa, cultivada con gramíneas perennes, de 8-10 cm. de altura que sombrea totalmente el

suelo y bien provisionada de agua, en determinada condición climática. La ETp de muchos cultivos supera a la ETo definida de esta manera. Sin embargo, la ET de referencia es muy usada como forma de unificar el concepto en base a un cultivo muy definido y más comparable para todos los casos.

La ETp puede ser determinada experimentalmente mediante parcelas de ensayo con cobertura total y riego no limitante donde se mide periódicamente el balance de agua del suelo o bien con lisímetros que son grandes recipientes rellenos de suelo donde se encuentra un cultivo con cobertura total y donde se pueden medir con exactitud, mediante pesada, el aporte de agua por riego y las pérdidas por evapotranspiración. También existen numerosas fórmulas desarrolladas para el cálculo de la ETo, las cuales toman en consideración diversas variables climatológicas. Estas fórmulas han sido desarrolladas en distintos lugares del mundo, con características climáticas diversas, por lo cual, cada interesado deberá seleccionar aquella que mejor se ajuste a las particulares condiciones de su cultivo. Una estimación muy difundida de la ETo se basa en la utilización de la evaporación producida en el tanque de evaporación standard que existe en las estaciones meteorológicas y relacionar ese valor con ETo mediante la aplicación de un coeficiente de tanque, es decir $ETo = k \text{ tanque} \times E \text{ tanque}$. En muchos casos la k tanque que se utiliza es 0.75.

La relación entre ETa / ETo permiten definir los llamados *coeficientes de cultivo* (kc), los cuales generalmente se calculan para determinadas fases fenológicas del mismo. Estos coeficientes tienen valores que van cambiando con el ciclo vegetativo; al comienzo del mismo son menores a la unidad y en algunos momentos pueden superar a la unidad. La ventaja de conocer los kc de un determinado cultivo, es que permite estimar la ETa a partir de la ETo ($ETa = kc \times ETo$).

Para profundizar estos aspectos recomendamos remitirse a lo publicado en Grassi (1966 b); INTA, 1966; Loomis & Connor (1992); De Santa Olalla Mañas & De Juan Valeros (1993); Vallone & Nijensohn (2002); Chambouleyron (2005).

6. Eficiencia de uso de agua del cultivo

La Eficiencia de Uso de Agua de un cultivo (EUAc) se define como la producción de materia seca (MS) por unidad de agua utilizada por el cultivo. Esta respuesta del cultivo, de gran importancia agronómica y ecológica, puede expresarse de distintas formas según lo que colocamos en el numerador. Así, podemos tener la EUA de la biomasa total (EUAb) si en el numerador colocamos la biomasa total del cultivo o la EUA del rendimiento (EUAY) si colocamos la materia seca correspondiente al rendimiento del producto agrícola comercial (Loomis & Connor, 1992).

$$EUAY = \text{g de MS del producto comercial} / \text{g de agua utilizada por el cultivo}$$

A los fines de la agricultura bajo riego, es importante utilizar la biomasa del producto de valor comercial y no la biomasa total de la planta, pues en muchas especies cultivadas estas dos formas de expresión no guardan correlación. Sólo en algunos cultivos hortícolas de hoja, en especies forrajeras y forestales, la biomasa total es un buen indicador de la EUA. En cambio, en cultivos hortícolas donde el producto comercial está representado por frutos, tubérculos, bulbos o rizomas, muchas veces el desarrollo de una gran masa foliar tiene resultados perjudiciales en la producción de esos órganos. Lo mismo ocurre con las especies frutícolas, donde es importante lograr un equilibrio entre el crecimiento vegetativo y la carga frutal.

Este concepto de EUA y ha sido denominado Productividad del Agua por Fereres *et al.* (2003), ó Eficiencia Evapotranspiratoria (Et) por Vallone & Nijensohn (2002), aunque estos últimos autores definen en realidad la inversa de la EUA. Sin embargo, el término EUA es el más difundido en la literatura referida a Fisiología y Ecología Vegetal.

Cualquiera sea la denominación, es importante remarcar que el aumento de la EUA, ya sea porque aumenta el rendimiento del cultivo, porque disminuye el agua evapotranspirada, o por ambos aspectos simultáneamente, se traduce en un ahorro de agua por unidad de alimento producido y constituye una de las formas de luchar contra el desafío de producir más alimentos con una disponibilidad menor de agua de riego en el futuro.

El aumento del rendimiento, a igualdad de agua utilizada, depende de numerosos factores. La optimización de los aspectos de manejo, como fertilidad, riego, sanidad, clima adecuado, etc. seguramente mejorarán la EUA, pues aumentarán la MS producida por unidad de agua aplicada.

Desde el punto de vista del riego, para aumentar la eficiencia del uso del agua, se debe minimizar la proporción de agua evaporada desde el suelo, respecto a la transpirada. Un buen manejo del riego debería disminuir el humedecimiento de las capas superficiales del suelo, en las primeras etapas del cultivo. Una de las ventajas del riego por goteo, radica justamente en que el diseño del mismo permite disminuir el área mojada con lo cual se limita la proporción de agua evaporada y la presencia de malezas a la zona superficial humedecida por el gotero.

La EUA también depende de la elección de la especie a cultivar en un determinado ambiente. Recordemos que según el tipo fotosintético, las especies se pueden dividir en 3 grandes grupos: C₃, C₄ y CAM. Las especies CAM poseen la mayor EUA (0.055-0.008), básicamente derivado de la baja ET de estas plantas, las cuales abren sus estomas durante la noche cuando la demanda evaporativa de la atmósfera es mucho menor que en el día. Sin embargo y a pesar de tener una alta EUA (baja ET), el rendimiento comercial de las plantas CAM es muy reducido respecto a las plantas C₃ ó C₄. Es decir, tienen una baja producción de MS debido a que la cantidad de CO₂ necesario para la fotosíntesis durante las horas de luz se produce a partir del malato acumulado en la noche en las vacuolas. La cantidad de malato que se puede almacenar en las vacuolas de estas especies es limitado y por ende la provisión de CO₂ para la fotosíntesis. La EUA de las especies C₄ (0.0040-0.0028) es mayor que las C₃ (0.0022-0.0010). La diferencia en la EUA de las especies C₄ se debe a características bioquímicas, anatómicas, fisiológicas y ecológicas que se traducen en una mayor producción de MS por g de agua utilizada. Fundamentalmente la mayor capacidad de producir materia seca de las C₄, se debe a que poseen un mecanismo concentrador de CO₂ a nivel de las células de la vaina de Kranz, que evita las pérdidas derivadas de la fotorespiración, sobre todo en ambientes cálidos y/o con déficit hídrico. En esas condiciones, a igualdad de agua consumida la producción de MS en las C₄ será superior a las C₃.

En la Tabla siguiente (modificada de Kramer & Boyer, 1995) se muestra la EUA, promedio de siete años de cultivo, para especies C₃ y C₄.

Tabla 1. Eficiencia de uso del agua de especies C₃ y C₄.

ESPECIE	Alfalfa	Avena	Cebada	Trigo	Maíz	Alpiste	Sorgo
TIPO FOTOSINTETICO	Tipo C ₃				Tipo C ₄		
EUA (g agua/g MS)	0.0012	0.0019	0.0017	0.0021	0.0028	0.0037	0.0035

Además de las diferencias importantes debidas al tipo fotosintético, existen variaciones entre las especies, dentro de un mismo tipo fotosintético y aún diferencias varietales o ecotípicas dentro de una misma especie. Por ejemplo, en la gramínea forrajera nativa *Trichloris crinita*, se encontraron grandes diferencias en la EUA en 3 variedades, las cuales recibieron la misma cantidad de agua de riego, pero tuvieron variaciones del 80% en la producción de MS de la planta (Greco & Cavagnaro, 2002).

Al discutir el concepto de EUA es interesante tener en cuenta que no siempre una alta EUA se correlaciona con una máxima producción. En muchos casos, el cultivo en condiciones de baja disponibilidad hídrica (estrés moderado) disminuye los rendimientos comerciales, mientras que aumenta la EUA. Para ejemplificar este aspecto, consideraremos el trabajo de Abatte *et al.* (2004) quienes evaluaron la producción de trigo y la EUA del cultivo, en varios sitios de la Argentina, (diferentes condiciones climáticas) en ensayos con alta y baja disponibilidad hídrica en el suelo. En la mayoría de los ensayos la producción estuvo relacionada positivamente con la disponibilidad hídrica, es decir, a mayor disponibilidad de agua mayor rendimiento. En todos los casos la EUA estuvo inversamente relacionada con la disponibilidad de agua en el suelo. Esto es, la EUA fue mayor en los cultivos con limitación hídrica (menor producción). Los autores postulan que este aumento de la EUA estaría ligado al cierre estomático que se produciría al mediodía - cuando el déficit de presión de vapor es máximo - lo cual disminuye el agua utilizada por unidad de peso de MS. Abatte *et al.* (2004) también señalan que la variable climática que mejor se relaciona con la EUA es el déficit de presión de vapor.

7. Ecofisiología de plantas bajo riego

El riego es la forma de optimizar el aporte de agua a las raíces de las plantas de un cultivo, por lo tanto al describir la ecofisiología de plantas bajo riego, debemos tener en cuenta que en ese caso, las plantas se encuentran en condiciones óptimas para cumplir con sus funciones fisiológicas.

En el sistema suelo-planta-atmósfera, el agua se mueve a favor de un gradiente de potencial hídrico. El suelo es la parte del sistema con mayores potenciales hídricos y la atmósfera el extremo con valores más negativos de potencial agua.

Todos los procesos fisiológicos de la planta requieren una buena hidratación de los tejidos y órganos de la misma. Bajo condiciones de riego, la fotosíntesis se realizará sin ninguna limitación por el factor agua y si el resto de los factores que influyen sobre este proceso (intensidad lumínica, concentración de CO₂, nutrimentos, temperatura, etc.) se encuentran dentro de los rangos óptimos, la capacidad de producir materia seca será máxima. Bajo esas condiciones, los estomas estarán abiertos durante las horas de luz (excepto en plantas CAM) favoreciendo el intercambio de CO₂ desde la atmósfera hacia los cloroplastos y como contrapartida, tampoco estará afectada biológicamente la transpiración; por lo tanto, la EUA estará determinada por la capacidad de producir fotoasimilados. En plantas de tipo C₃, algún efecto beneficioso de esta alta tasa transpiratoria podría ser la reducción de la temperatura del follaje, lo cual disminuye las pérdidas por fotorespiración que ocurren en este tipo de plantas.

Además, un adecuado estado hídrico es imprescindible para que los distintos órganos de la planta tengan una alta tasa de crecimiento (suponiendo que no existan otras limitantes) pues el crecimiento de cualquier órgano se produce como respuesta al potencial de turgencia ejercido sobre cada una de las células de ese tejido u órgano en crecimiento. Por esa razón hemos señalado previamente que el crecimiento es el proceso de la planta más sensible al déficit hídrico (ver capítulo 5). La sensibilidad del crecimiento al déficit hídrico es tan grande que aún en condiciones de capacidad de campo, en climas áridos y semiáridos, la tasa de crecimiento a ciertas horas del día puede ser nula o muy baja como consecuencia del desfasaje entre la transpiración y la absorción de agua. Esa es la razón por la cual las mayores tasas de crecimiento de la mayoría de las especies se registran al atardecer y durante la noche, cuando la planta se rehidrata y aumenta el potencial turgencia de los tejidos en crecimiento. Esta disminución de la turgencia que normalmente ocurre en las últimas horas de la mañana y parte de la tarde, puede producir un cierre temporario de estomas a medio día en algunas especies, mientras que en otras, la disminución del crecimiento puede ocurrir sin que se afecte la apertura estomática.

Una buena hidratación también produce mayor crecimiento de las raíces, que podrán explorar mayor volumen de suelo y de esa forma la planta tendrá mejores posibilidades de acceder a los nutrientes minerales presentes en la zona radical.

El agua tiene también la función de solubilizar los elementos minerales del suelo. Los elementos minerales esenciales para el crecimiento de los vegetales son absorbidos por las plantas al estado iónico, algunos como aniones y otros como cationes. El agua es el solvente en el cual los nutrientes llegan a nivel de las membranas celulares de las células de la raíz posibilitando la absorción de los mismos al interior del simplasto. Sin embargo, es importante remarcar que el ingreso de los nutrientes no sigue el mismo camino que el agua. Cada nutriente atraviesa la membrana celular por proteínas específicas - transportadores o canales - mientras que el agua lo hace también por proteínas específicas para entrada del agua llamadas acuaporinas (ver capítulo 2) y en menor medida, directamente a través de la capa lipídica. El movimiento de los nutrientes desde la raíz hacia las partes superiores de la planta se realiza fundamentalmente por arrastre en la corriente transpiratoria, por lo cual una transpiración elevada beneficia la distribución de los nutrientes desde el xilema de la raíz a los órganos aéreos que los requieren para cumplir con sus procesos vitales. El transporte de fotoasimilados, el cual ocurre por el floema, es otro de los procesos en los cuales el agua juega un papel muy importante. Al ingresar la sacarosa a nivel de los elementos del tubo criboso, en la zona de carga de fotoasimilados, disminuye el potencial osmótico y el potencial agua en esas células. Esto produce la entrada de agua, aumenta la presión hidrostática dentro de los tubos cribosos y provoca el flujo masal desde la zona de carga (cercana a las fuentes) hacia la zona de descarga en los destinos de la planta.

El mantenimiento del suelo con un contenido hídrico constante sólo es posible experimentalmente en condiciones muy especiales. Al menos en el caso del riego superficial, el contenido hídrico del suelo no permanece constante entre riego y riego, sino que por el contrario, sufre variaciones importantes. La magnitud de esas variaciones depende del límite inferior o umbral de agua disponible del suelo que el técnico se haya fijado para volver a regar el cultivo. La Figura adjunta muestra un ejemplo de las variaciones del potencial hídrico del suelo (en MPa), en función del tiempo, y en el cual se ha fijado un límite inferior de -0.75 MPa para regar nuevamente el suelo.

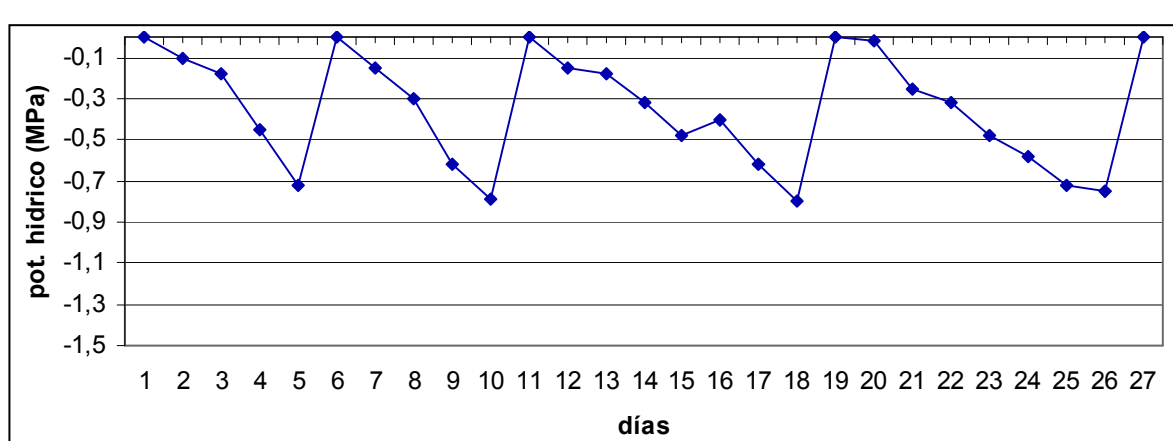


Figura 5. Variación del potencial hídrico en función del tiempo, con un umbral de riego fijado en -0.7 MPa.

En ensayos con restricción hídrica es importante señalar algunos aspectos para evitar interpretaciones erróneas desde el punto de vista edáfico y fisiológico. Supongamos un cultivo hortícola cuyas raíces exploran hasta 60 cm. de profundidad de suelo y que por las caracterís-

ticas del mismo tiene una reserva de agua útil del perfil de 120 mm. Si nosotros reponemos el riego cuando se ha consumido el 100% del agua útil, deberíamos agregar 120 mm para que la totalidad del perfil con raíces vuelva a capacidad de campo, lo cual está representado en la Figura 6A adjunta (haciendo omisión de la posible necesidad del coeficiente de lixiviación de sales). Si en lugar de agregar esa lámina sólo agregamos 60 mm, lo que sucede en la práctica es que sólo la mitad superior del suelo retornará a capacidad de campo y el resto permanecerá en condiciones de marchitamiento permanente. Es decir, hay una zona de raíces con humedad óptima y otra zona en condiciones de extrema sequía (Caso B). Es un error considerar que todo el perfil explorado por las raíces tendrá un contenido hídrico intermedio. Hay trabajos que demuestran que la zona de raíces húmedas cede agua a la zona de raíces secas. Esas raíces de la zona seca, a su vez transfieren agua al suelo, especialmente de noche, pues el gradiente de potencial agua en esa región determina el movimiento de agua desde las raíces al suelo, como ha sido comprobado en ensayos de plantas con raíces divididas (Blum & Johnson, 1992).

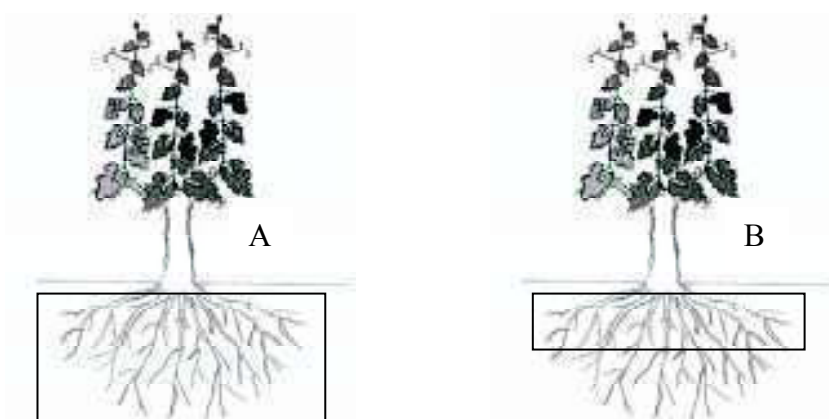


Figura 6. La zona en el recuadro indica la profundidad de suelo mojado cuando se reponen el 100% (A) y el 50% (B) del agua necesaria para cubrir la capacidad de campo de un suelo determinado.

8. Períodos críticos de necesidad hídrica

La posibilidad que nos brinda el riego de dar a la planta la cantidad de agua necesaria en el momento oportuno, pone a la agricultura bajo riego en condiciones de optimizar el uso del recurso agua. Para optimizar el uso es necesario conocer cuales son los requerimientos hídricos de los distintos cultivos en distintas etapas del ciclo vegetativo. Es decir, es necesario conocer o determinar los *períodos críticos de necesidad de agua*. Definimos período crítico de necesidad de agua, a la etapa fenológica del cultivo, donde un estrés hídrico moderado o severo, provoca una disminución significativa de los rendimientos. El conocimiento de estos períodos críticos, permiten al técnico manejar el riego economizar agua en otras etapas fenológicas de mayor tolerancia a cierto nivel de deficiencia hídrica. El conocimiento de los períodos críticos ha sido una inquietud en el mundo desde hace muchas décadas (Salter & Goode, 1967). Es necesario remarcar que el estrés hídrico afecta las plantas por su intensidad, duración y etapa del ciclo vegetativo en el cual actúa.

También es necesario remarcar que para un manejo racional de la restricción hídrica es necesario contar con los equipos y/o metodología adecuada que nos permita evaluar en forma correcta y confiable el estado hídrico de las plantas. Los técnicos y productores que aplican el método de riego deficitario controlado deben controlar los niveles de estrés en las plantas y deberían tener la capacidad tecnológica para regar el cultivo cuando se haya alcanzado el nivel de estrés prefijado.

8.1. Hortalizas

Restricciones hídricas aplicadas en distintos momentos del ciclo vegetativo de la papa (*Solanum tuberosum* L) produjeron una disminución significativa de los rendimientos de tubérculos cuando el estrés se aplicó en estolonización y comienzos del crecimiento del tubérculo. En cambio cuando la restricción se aplica durante la plantación del tubérculo madre se encontró una tendencia al aumento de los rendimientos. En el resto de las etapas fenológicas, el estrés disminuyó levemente los rendimientos (Lis *et al.*, 1964). Posteriormente se estudió el efecto del déficit hídrico aplicado en el momento de plantación, sobre la posibilidad de evitar el efecto del estrés hídrico en período crítico (estolonización y tuberización). Los resultados mostraron que es posible rusticar a las plantas mediante estrés en plantación, pues al aplicar luego una restricción hídrica en el período crítico, los rendimientos fueron iguales a los del testigo regado en forma normal durante todo el ciclo vegetativo, con un aporte de agua de sólo el 58% del agua recibida por el testigo (Cavagnaro *et al.*, 1971).

En cebolla (*Allium cepa*, L), estudios sobre requerimientos hídricos (Lis *et al.*, 1967; 1968a) demostraron que el período de bulbificación es un momento crítico, donde el estrés hídrico produce disminuciones significativas del rendimiento. En cambio, deficiencias hídricas moderadas en almácigo y postransplante no afectaron los rendimientos. Por el contrario, produjeron una tendencia a aumentar la producción aunque estos aumentos no fueron significativos. Tampoco afectó los rendimientos la suspensión del riego en la etapa final del crecimiento del bulbo. En resumen, podemos aplicar restricciones hídricas moderadas en las primeras etapas de crecimiento de follaje y hasta inicio de bulbificación, regar adecuadamente hasta que el bulbo alcance 70% de su tamaño final y restringir nuevamente los riegos al final.

El ajo (*Allium sativum*, L.) es un cultivo que requiere buenas condiciones de riego durante todo el ciclo vegetativo. La restricción hídrica en cualquier momento del ciclo afectó significativamente los rendimientos (Lis *et al.*, 1968b). En las variedades que emiten escape floral (tipo colorado) el estrés hídrico también afectó la emisión de estos órganos.

En el caso del pimiento (*Capsicum annun*, L) se puede realizar restricción hídrica sin efecto detrimental en los rendimientos desde el momento de envero de los frutos en adelante. En cambio, la etapa de crecimiento vegetativo y de diferenciación de yemas fructíferas constituyen dos momentos críticos de sensibilidad a la falta de agua (Lis *et al.*, 1969).

En lenteja se estudió el efecto de deficiencias hídricas aplicadas en estado juvenil, floración, cuajado y llenado de frutos comparado con un testigo sin restricción hídrica durante todo el ciclo vegetativo (Greco & Cavagnaro, 1991). La falta de agua en estado juvenil, floración y cuajado de frutos produjeron disminuciones significativas del crecimiento (entre 30 y 90% de disminución) fundamentalmente debido a un menor número de vainas por planta.

8.2. Frutales

En el caso de los frutales, por ser la mayoría de ellos plantas leñosas de ciclo plurianual, debemos tener en cuenta que la producción frutal generalmente incluye dos ciclos vegetativos. La inducción y diferenciación de las yemas fructíferas ocurre en el ciclo vegetativo “n-1”, luego entran en dormición, pasan el período invernal en ese estado y la floración, cuajado y crecimiento de frutos ocurre en el ciclo vegetativo “n”. Por lo tanto en ellos los efectos de manejo hídrico y de otros factores agronómicos deben ser considerados en un ciclo de dos ó más años. También puede generalizarse que en frutales de carozo y en vid la curva de crecimiento de los frutos tiene la forma típica de una doble sigmoide, es decir la podemos dividir en tres etapas: la etapa I que incluye la primera sigmoide, con un período de rápido crecimiento debido fundamentalmente a multiplicación celular y algo de alargamiento celular; la etapa II de crecimiento muy lento o casi nulo que en frutales de carozo coincide con el período de endurecimiento del carozo; el inicio de la fase II coincide con el inicio del cambio de color y ablandamiento del fruto y la etapa III en la cual se manifiesta una segunda sigmoide con un rápido crecimiento del fruto, debido fundamentalmente al agrandamiento celular.

En duraznero, la fase III de crecimiento del fruto es una etapa crítica de sensibilidad hídrica (Chalmers *et al.*, 1981; Li *et al.*, 1989). En durazneros de cosecha tardía el estrés hídrico (riego con 25% de la ET máxima) desde floración a endurecimiento de carozo, no tuvieron efecto significativo al final del ciclo, en longitud de brotes, ni en peso seco de frutos y sólo leve disminución (2-3 mm) sobre el diámetro de frutos. En variedades de cosecha temprana, habría un período de sensibilidad desde floración a fin de endurecimiento de carozo, mientras que la deficiencia hídrica poscosecha (25% de la ET máxima) tiene efectos beneficiosos sobre la producción del año siguiente, aunque aumentó el número de frutos dobles (Cuadernos Value, 1995; Ruiz Sánchez & Girona, 1995).

En ciruelo, los resultados obtenidos en USA mostraron que existe un período crítico de necesidad hídrica que va desde la fase final de endurecimiento del carozo hasta la fase final de crecimiento del fruto. El estrés en estos períodos afectó significativamente el tamaño del fruto. Los efectos al año siguiente, con riego normal en todas las etapas fenológicas, fueron contrarios a los obtenidos en el año del estrés. Es decir, existe un post-efecto de los tratamientos de estrés sobre la producción del año siguiente. En un trabajo reciente Shackel *et al.* (2000) estudiaron tres regímenes hídricos según el nivel al cual llegaba el potencial agua a mediodía y que ellos denominaron húmedo (potencial agua a mediodía mayor de -1.0 MPa), medio (potencial agua de aprox. -1.5 MPa) y seco (potencial agua aprox. a -2.0 MPa). El tratamiento seco tuvo una disminución significativa del peso fresco de frutos, pero no hubo diferencias cuando se consideraba el peso seco. El tratamiento seco ahorró un 40% del agua del tratamiento húmedo. En resumen, produjo igual peso seco de fruto por hectárea, con un ahorro de agua y además evitó el problema del “añerismo” o “vejería” es decir la alternancia de producciones altas y bajas que sucede en ciertos cultivares de frutales.

El almendro ha sido cultivado durante mucho tiempo en áreas de suelos pobres y deficientes de agua. Sin embargo para obtener producciones rentables debe cuidarse el manejo del riego. En almendro, desde brotación y hasta que el fruto alcanza su tamaño máximo, los frutos y brotes compiten por el agua, pues ambos son fuertes destinos en crecimiento. Este período debe ser considerado como la etapa crítica de necesidad hídrica. Una vez que los frutos alcanzan la madurez del carozo que en este caso es la cáscara de la almendra, se pueden efectuar restricciones hídricas moderadas a severas hasta cosecha con poco efecto sobre los rendimientos (Girona & Marsal, 1995). Es importante que en post cosecha el cultivo no tenga estrés y tenga un canopeo activo, pues de lo contrario se afecta la cosecha del año siguiente. En las condiciones de España estos autores mostraron que riegos durante todo el ciclo con 70% de la ETmax. produjeron disminuciones del 12% de los rendimientos por hectárea, pero un ahorro de agua del 65%.

Para manzano la curva de crecimiento corresponde a una sigmoide simple. La etapa de crecimiento rápido de fruto es la más sensible al déficit hídrico. En cambio, un déficit hídrico moderado en

la primera etapa de crecimiento del fruto, la cual coincide con rápido crecimiento de los brotes, no afecta el rendimiento. Además la restricción hídrica moderada en este período disminuye la incidencia de dos desórdenes fisiológicos, uno provocado por una deficiencia localizada de calcio (Bitter pit) y otro conocido como corazón acuoso.

En el caso de peral, las consideraciones generales coinciden con el manzano. La fase de mayor sensibilidad al déficit hídrico es la etapa de crecimiento rápido del fruto. En cambio restricciones hídricas del 25 y 45% de la ET máxima en inicio de crecimiento de brotes y etapa lenta crecimiento de frutos, produjeron aumento de los rendimientos a condición que durante el período crítico se regara con el 100% de ET máxima. La restricción hídrica en esos períodos produjo un ahorro de 2000 m³/ha y un aumento de la eficiencia de uso de agua de 22 kg de fruta por m³ de agua utilizada, comparada con 12.5 kg de fruta/m³ del tratamiento testigo.

La vid es un cultivo originario de zonas mediterráneas donde normalmente las precipitaciones producidas durante el invierno recargan el perfil del suelo y los cultivos vegetan durante la estación de crecimiento llegando al momento de cosecha con bajos contenidos hídricos en el suelo en muchas zonas vitícolas. La adaptación a estas condiciones ha determinado que la vid sea un cultivo relativamente tolerante a la falta de agua. La deficiencia hídrica que se produce al final del ciclo vegetativo provoca en numerosas ocasiones disminución del crecimiento vegetativo y de los rendimientos. Pero bajo condiciones de riego es posible brindar adecuadas condiciones hídricas en el suelo de manera de asegurar niveles de rendimiento estables a través de los años. Sin embargo, en las vides destinadas a vinificación y en especial aquellas destinadas a vinos tintos, se ha demostrado que la restricción hídrica en ciertos momentos del ciclo vegetativo es favorable para mejorar las condiciones de calidad de las uvas destinadas a la producción de vinos finos. En otros casos, la restricción hídrica se utiliza como herramienta para frenar el crecimiento de los brotes, evitando excesos de follaje que provocarían excesiva sombra en las yemas basales de las plantas lo cual es perjudicial para la diferenciación de yemas fructíferas para el año siguiente.

Como en la mayoría de los cultivos, el manejo del riego en vid requiere conocer los períodos críticos de necesidad hídrica. Desde brotación a floración se producen las mayores tasas de crecimiento de brotes y en consecuencia es un período en que la expresión vegetativa depende del riego. Esta sensibilidad al estado hídrico del crecimiento vegetativo brinda la posibilidad de controlar el crecimiento del follaje, sin afectar los rendimientos. El período de floración y cuajado de frutos es extremadamente sensible a la falta de agua. Un estrés no controlado en esa etapa fenológica provoca abscisión excesiva de flores y frutos afectando significativamente los rendimientos. Luego del cuajado de frutos la restricción hídrica puede afectar el tamaño de la baya por disminución de la multiplicación celular del fruto, pero fundamentalmente por disminución del crecimiento del mismo (Vallone, 1998; Ojeda, 1999; Perez Peña, 2000).

En los últimos años se ha difundido entre los viticultores más tecnificados la aplicación de riegos restringidos, durante las etapas fenológicas correspondiente a pre-envero y envero (envero es el momento en que se produce el cambio de color en las bayas). Esta restricción hídrica tiene por finalidad producir un estrés hídrico moderado (Potencial agua pre-amanecer en hoja entre -0.3 a -0.6 MPa). El estrés hídrico en esas etapas fenológicas, produce bayas de menor tamaño, lo cual aumenta la relación superficie/volumen de las mismas. Como los antocianos y otros polifenoles de la baya se encuentran en el hollejo de las mismas, se favorece la extracción de esos compuestos que son los responsables de la calidad en los vinos tintos. Dichos compuestos fenólicos también participan en las características benéficas para la salud, atribuidas al consumo moderado de vino en la actualidad. Luego de la cosecha en zonas de riego de zonas templado-cálidas, es común realizar al menos un riego para favorecer la absorción de nutrientes aplicados pos-cosecha y mantener el follaje en crecimiento, lo cual favorecería la removilización de reservas y nutrimentos a troncos y raíces cuando las hojas comienzan el proceso de senescencia, previo a la caída otoñal de las mismas.

9. Nuevos métodos de aplicación de restricción hídrica

Ultimamente se han desarrollado ciertas técnicas de manejo del riego como el riego deficitario controlado (RDC) o el Secado Parcial de Raíces que tienen como objetivo general mantener rendimientos elevados con ahorro del volumen de riego aplicado al cultivo. Ambos métodos se basan en el conocimiento previo de los períodos críticos de cada cultivo. Es decir, ambas prácticas deben tener una base científica previa, apoyada en los resultados de ensayos en los cuales se han determinado los períodos críticos de necesidad hídrica de las distintas especies. Algunos de esos resultados han sido mencionados en el capítulo anterior.

El RDC denominado en inglés Regulated Deficit Irrigation (RDI), se basa en el conocimiento de aquellas etapas del ciclo vegetativo donde una restricción hídrica limitada no afecta el rendimiento ni la calidad del producto comercial. El RDC, consiste en limitar el riego en esas etapas y mantener un riego del 100% en los períodos críticos de necesidad hídrica de ese cultivo (Mitchell *et al.*, 1984; 1986; Ferreyra *et al.*, 2001). En general lo que se hace es regar con una parte de la ET del cultivo en las etapas de baja sensibilidad de manera de economizar agua de riego, sin afectar los rendimientos. En el RDC, el porcentaje de agua restringido que se aplica en cada riego, es distribuido en toda la superficie del suelo explorado por las raíces, pero la profundidad a la cual llega ese riego, es sólo una proporción de la profundidad explorada por las raíces. De esta forma, luego de varios riegos restringidos existe una zona de raíces que se hidratan en cada riego y otra zona más profunda que cada vez tienen mayor deficiencia hídrica (ver Fig. 6). En muchos cultivos (vid, duraznero, ciruelos, etc.), el RDC, además de frenar el crecimiento vegetativo sin afectar el rendimiento, tiene por objeto mejorar la calidad organoléptica de los frutos.

Fisiológicamente se ha mostrado que en el caso de la zona de suelo seco, las raíces entregan agua al suelo, pues este último se encuentra con potenciales de agua inferiores a las raíces. Además, se ha comprobado que las raíces de la zona humedecida, compensan en parte la humedad de las raíces más secas mediante el aporte de agua, especialmente durante la noche (Blum & Johnson, 1992).

En un sistema de riego tradicional, se aporta agua a la totalidad de las raíces, en cada uno de los riegos (Fig. 7). En cambio, el Secado Parcial de Raíces o PRD por su denominación en inglés (Partial Rootzone Drying), se basa en regar en forma alternativa la mitad del sistema radical en un riego y luego la otra mitad al riego siguiente y así sucesivamente (Fig. 8). Los riegos a cada mitad del sistema radical se producen cada dos semanas aproximadamente para las condiciones de cultivo de la vid en Australia. De esta forma, la mitad del sistema radical se mantiene con un estrés creciente durante un tiempo y luego al próximo riego se repone el volumen de agua necesario para hidratar esa mitad hasta el total de la profundidad explorada por las raíces, mientras la regada anteriormente inicia el ciclo de desecación paulatina hasta el próximo riego. Con esta forma de riego se consume sólo el 50% del agua que correspondería para hidratar todo el sistema radical en todos los riegos (Dry *et al.*, 2000; Dry & Loveys, 1998; Loveys *et al.*, 1998).

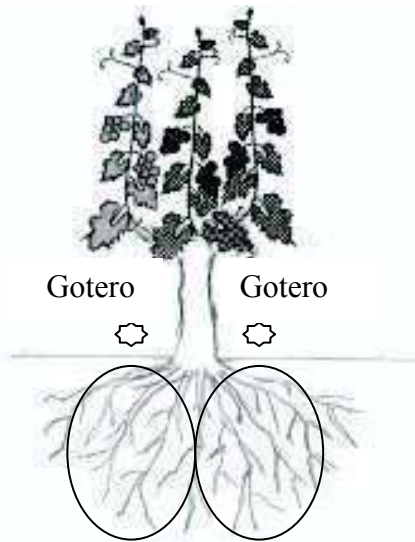


Figura 7. Riego normal. En cada riego los goteros mojan ambos sectores de raíces.

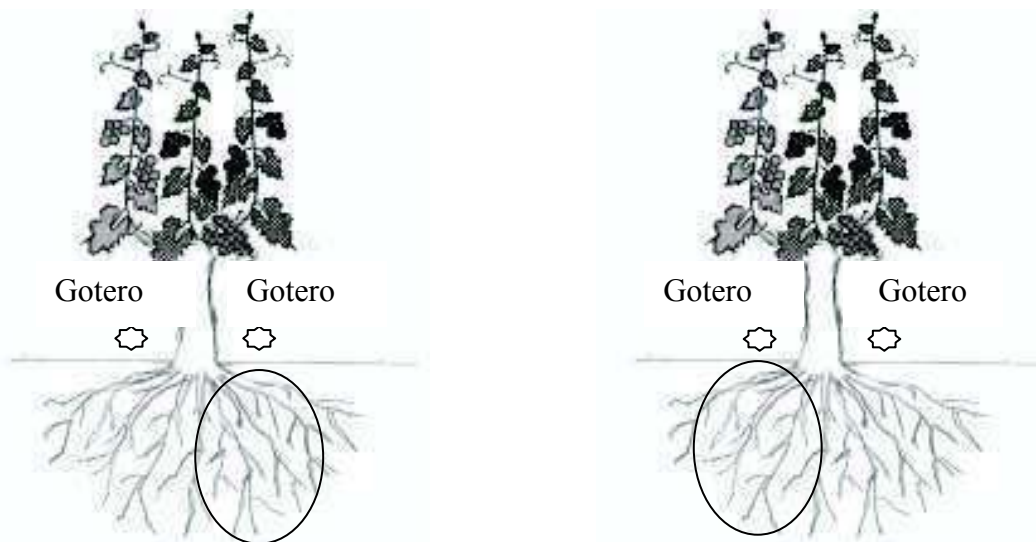


Figura 8. Riego PRD. En el riego "n" se riega el sector de la derecha y luego de un tiempo, en el riego "n+1" se riega el otro sector y así se alternan sucesivamente.

Este sistema se desarrolló en Australia, donde ha sido aplicado a importantes áreas cultivadas con vid. El objetivo inicial fue controlar el exceso de crecimiento vegetativo y economizar agua de riego.

La implementación del PRD requiere un sistema de riego que permita una zona del suelo con raíces húmedas y otra con raíces en desecamiento simultáneamente. Los efectos principales del PRD son: aumentar la EUA hasta en un 50%, reducir el crecimiento vegetativo mientras el rendimiento y el tamaño de las bayas no se afectan. Esa disminución del crecimiento vegetativo, mejora la penetración de la luz a la zona de los racimos y consecuentemen-

te aumenta la calidad de las uvas. La parte húmeda y seca del sistema radical se alternan cada 10-20 días aproximadamente. Esta alternancia se basa en estudios previos que demostraron que los efectos del PRD no se podían mantener por largos tiempos si una de las mitades de raíces se mantenía siempre en sequía y la otra siempre regada. La aplicación del PRD provoca cambios hormonales a nivel de raíces y parte aérea (Stoll *et al.*, 2000). En las raíces que se encuentran en el período de desecamiento la concentración de ABA aumenta hasta 10 veces, aunque la concentración de esta hormona en las hojas sólo aumenta un 60% comparada con una planta testigo irrigada en ambos lados de las raíces. La conductancia estomática de las plantas con sistema PRD disminuyó significativamente comparada con los testigos regados en ambas mitades. Por otro lado, las plantas que tuvieron ambas mitades sometidas a déficit de agua, tuvieron similar conductancia estomática, pero la concentración de ABA en sus hojas era 5 veces mayor que las plantas regadas en ambos lados. El PRD produjo un aumento en la concentración de ABA y del pH en el xilema y ambos factores provocaron una disminución de la conductancia. Además, las plantas mostraron una reducción de citocininas endógenas (zeatina y ribósido de zeatina) de 50-70% en raíces, ápices de brotes y yemas lo cual contribuyó a una reducción del crecimiento del brote, mayor dominancia apical y menor crecimiento de brotes laterales. También se comprobó que durante la noche existe un flujo neto de agua desde las raíces húmedas a las secas (Blum & Johnson, 1992; Stoll *et al.*, 2000). Se concluyó que un efecto importante del PRD es la producción de señales químicas en las raíces en desecación que son transportados a las hojas donde producen una reducción de la conductancia estomática (Stoll *et al.*, 2000).

10. Exceso de riego. Anegamiento. Efectos fisiológicos

En capítulos anteriores se ha estudiado la respuesta de las plantas al déficit hídrico y sus adaptaciones al mismo. En la mayor parte de este capítulo nos hemos referido al comportamiento de las plantas con adecuado suministro hídrico o con riego deficitario controlado. Sin embargo en numerosas situaciones de cultivos bajo riego pueden aparecer problemas serios por exceso de riego y anegamiento de las raíces del cultivo.

Los casos de anegamiento ocurren en suelos con baja porosidad o con capas impermeables que impiden la percolación de exceso de agua a zonas más profundas que las exploradas por las raíces.

En condiciones normales, las raíces obtienen el oxígeno necesario para cumplir con sus funciones vitales directamente del suelo. El anegamiento produce una disminución importante y prolongada del oxígeno a nivel de raíces. Esta situación de hipoxia o anoxia provoca cambios importantes en el funcionamiento normal de las raíces y también de la parte aérea de la planta. Cuando las raíces están en reposo y las temperaturas son bajas (invierno), esta falta de oxígeno es poco perjudicial. En cambio, al aumentar la temperatura del suelo y comenzar la actividad radical, el poco oxígeno que hay en el suelo es rápidamente consumido por las propias raíces y los microorganismos del suelo provocando condiciones severas de estrés por falta de oxígeno.

En primer lugar, la falta de oxígeno disminuye la tasa respiratoria de la raíz. Esto se traduce en una abrupta baja en la formación de ATP. La disminución de ATP afecta la fosforilación de las acuaporinas (ver capítulo 2), que son las proteínas específicas a través de las

cuales ingresa la mayor parte del agua a las células de la raíz y de allí al xilema. Para que estas acuaporinas se encuentren funcionales requieren ser fosforiladas mediante el uso de ATP. Como las acuaporinas no se encuentran funcionales, el ingreso de agua a la planta se ve muy limitado, pues disminuye la conductividad hidráulica de la raíz. Paralelamente con esta dificultad para ingreso de agua a la raíz, la parte aérea de la planta continúa transpirando por lo cual, en poco tiempo, aparecen síntomas de marchitez y si esto se prolonga mucho tiempo pueden llevar a la muerte de la planta. En estos casos la planta se marchita, a pesar de tener agua a discreción en el suelo, por un desbalance entre la pérdida (transpiración) y la absorción. La falta de ATP a nivel raíces también afecta el ingreso de nutrimentos, pues la incorporación de ellos al interior de las células, normalmente requiere gasto de energía metabólica.

Como consecuencia de la disminución de oxígeno las células de la raíz fermentan en lugar de respirar aeróbicamente. Los productos de la fermentación, ácido láctico ó alcohol según el caso, reducen el pH del citoplasma, llevando a una acidosis citoplásmica que constituye el comienzo de la muerte celular. Si la situación se mantiene por un tiempo prolongado, se produce la muerte de las raíces, excepto en aquellas especies adaptadas a vivir en condiciones de anegamiento.

Las condiciones de hipoxia y anoxia también producen cambios en el contenido de ciertas hormonas vegetales. El etileno es una hormona que se produce en todos los órganos vivos. Por ser un gas, el etileno se mueve de un lugar a otro por difusión. La biosíntesis del etileno requiere la presencia de oxígeno para el pasaje del precursor inmediato, ACC (ácido 1 amino ciclopropano 1 carboxílico), a etileno. Cuando el ambiente radical se encuentra saturado de agua (sin O₂), se producen efectos sobre la propia raíz y sobre el vástago. En la raíz, el etileno que ya se había formado y el poco que se forma en anoxia, prácticamente no difunde al exterior, pues la velocidad de difusión de este gas en agua es aproximadamente 10.000 veces más lenta que en el aire (Salisbury & Ross, 1994). El etileno en altas concentraciones es tóxico para las raíces. Por otro lado, en la parte aérea, se sintetiza mucho mayor cantidad de etileno que la normal debido a que el precursor inmediato del etileno migra desde las raíces a las hojas, dónde al existir suficiente O₂ se forma etileno. El exceso de etileno en la parte aérea produce epinastias en los pecíolos (curvatura de los mismos hacia abajo), acelera la clorosis de las hojas y posteriormente la abscisión de las mismas.

Algunas especies son especialmente sensibles al anegamiento, como arveja, cerezo y damasco entre otras. En cambio existen especies tolerantes a condiciones de hipoxia (arroz, la maleza del arroz *Digitaria californica*, las especies de manglares y de otros ambientes pantanosos). En algunas especies como maíz o tomate, el etileno que se acumula en altas concentraciones en la raíz, induce la síntesis de enzimas que hidrolizan paredes y membranas celulares, provocando la formación de grandes espacios libres de células o aerénquimas que facilitan el transporte del O₂ desde la parte aérea a las raíces, disminuyendo así, el efecto deprimental del anegamiento (Salisbury & Ross, 1994; Taiz & Zeiger, 1998).

11. Riego y salinidad

Como hemos mencionado anteriormente, el riego ha contribuido de manera indiscutible al mejoramiento de la producción agrícola. Sin embargo, un aspecto a cuidar en esta actividad es el aumento de la salinidad que puede ocurrir fácilmente cuando esta práctica se realiza en forma incorrecta. De hecho, la salinización de las áreas irrigadas es un problema común en todo el mundo al cual la mayoría de las naciones le presta atención por los daños y los costos que implica la contaminación salina de las tierras arables.

Debemos distinguir entre las áreas salinas naturales, comunes en muchas zonas áridas y las áreas salinas originadas por el mal manejo del riego. La salinidad derivada del riego puede originarse principalmente por dos causas: a) elevación de las napas freáticas cercanas a la superficie debido al exceso de riego en zonas más altas o en las áreas cercanas al área en cuestión y b) la acumulación paulatina de sales en las zonas superficiales exploradas por las raíces como consecuencia de la pérdida de agua hacia la atmósfera y la permanencia de esas sales en el suelo.

El primer aspecto a tener en cuenta es que todas las aguas para riego (excepto el agua de lluvia) contienen sales disueltas. Pero la concentración y composición de esos solutos es muy variable. Esas diferencias y las características de suelo y clima determinan la mayor o menor peligrosidad salina de las aguas utilizadas para riego.

Muchos problemas de salinidad tienen directa relación con la práctica del riego. En cada riego se incorpora al suelo agua y sales solubles. Por evaporación y transpiración el agua pasa a la atmósfera, pero las sales que estaban en solución se van acumulando y concentrando en el suelo. Este proceso repetido en cada riego, podría generar un aumento de sales muy perjudicial si no se tienen en cuenta los requerimientos de lixiviación de sales a las capas más profundas, tema sobre el cual, volveremos más adelante.

En la mayoría de los sistemas de riego, la calidad del agua es un tema importante, pues esa calidad afecta no sólo el rendimiento de los cultivos sino también las características del suelo irrigado.

La cantidad total de sales en el agua de riego o en la solución del suelo que rodea las raíces se conoce como *contenido total de sales*. Puede expresarse como partes por millón (ppm) o su equivalente mg/L o bien en miliequivalentes por litro (me/L).

Sin embargo, en el campo la forma más común de medir la cantidad de sales del agua de riego o de la solución del suelo es la *conductividad eléctrica* (CE), por ser una forma rápida, sencilla y práctica para determinar el contenido salino de las aguas de riego. El agua pura, sin sales, es muy mala conductora de la electricidad, pero a medida que aumenta el contenido de sales en solución aumenta la conductividad eléctrica de esa solución. En este capítulo utilizaremos CE para la CE del agua de riego y CEes para la CE del agua del suelo determinada en el extracto a saturación de ese suelo.

Es importante remarcar que para muchos suelos la concentración salina de la solución del suelo en capacidad de campo es el doble de la concentración salina en el extracto a saturación. Es decir, que si la CEes es, por ejemplo, igual a 3.000 $\mu\text{mhos/cm}$, cuando haya percolado todo el agua gravitacional y el suelo se encuentre en capacidad de campo la CE a nivel de raíces será de 6.000 $\mu\text{mhos/cm}$.

La CE se expresa como milimhos por cm (mmhos/cm); decisiemens por metro (dS/m) o bien micromhos por cm ($\mu\text{mhos/cm}$) y microSiemens por cm ($\mu\text{S/cm}$). Las equivalencias entre estas formas de expresión son:

$$1 \text{ mmhos/cm} = 1 \text{ dS/m}$$

$$1 \mu\text{mhos/cm} = 1 \mu\text{S/cm}$$

$$\text{Para transformar CE en potencial osmótico: kPa} = - 36 \times \text{CE en dS/m}$$

11.1. Sales más comunes en la solución del suelo

Las aguas de riego contienen distintas sales disueltas. Entre ellas las más comunes son: cloruro de sodio o sal de cocina (NaCl), sulfato de calcio o yeso (CaSO_4), sulfato de magnesio (MgSO_4), bicarbonato de sodio NaHCO_3 , etc. Esas sales al ionizarse dan lugar a aniones y cationes que es la forma

en la cual los elementos entran a las células de la planta. Los cationes más comunes son Na^+ , K^+ , Ca^{+2} , Mg^{+2} , y los aniones Cl^- , SO_4^{-2} , HCO_3^- , CO_3^{-2} , BO_3^{-3} .

La peligrosidad salina de los distintos aniones y cationes no es igual. El efecto de los mismos sobre los suelos y el agua de riego es bien diferente. El caso del sodio es de especial interés pues según el contenido de este catión en la solución salina del suelo podemos hablar de 1) *suelos salinos* caracterizados por tener una alta concentración de sales totales o una elevada CE; 2) *suelos sódicos* son aquellos que tienen un contenido muy alto de Na respecto a los otros iones lo cual provoca grandes problemas en la permeabilidad y estructura de esos suelos y 3) *suelos salino-sódicos* en los cuales se combinan los dos casos anteriores, es decir tienen alto contenido salino y alto contenido de sodio.

11.2. Efecto fisiológico del exceso de sales en las aguas de riego

El exceso de sales en la solución del suelo, provoca diversos efectos perjudiciales sobre las plantas. La salinidad afecta aspectos metabólicos (disminución de fotosíntesis, de síntesis proteica) y disminuye el crecimiento de las plantas y el rendimiento de los cultivos. En condiciones de salinidad severa produce detención del crecimiento de meristemas, necrosis de tejidos de hojas y finalmente la muerte de las plantas.

El daño a los cultivos por exceso de sales se produce por dos causas: 1) disminución del potencial osmótico de la solución que rodea las raíces y 2) efecto tóxico específico de ciertos iones presentes en esa solución.

11.2.1. Disminución del potencial osmótico de la solución que rodea las raíces

El agua pura, es decir, en ausencia de solutos, presenta el mayor potencial osmótico. A medida que aumenta la concentración de solutos en el agua dicho potencial se va haciendo cada vez más negativo hasta llegar a valores tan negativos que impiden el movimiento y entrada del agua a la planta. Como se ha visto en el capítulo sobre relación agua-suelo-planta-atmósfera, el agua se mueve a favor de un gradiente de potencial hídrico, desde lugares con mayor potencial hídrico a lugares con menor potencial. Es decir el agua se mueve desde el suelo a la planta cuando el potencial hídrico del primero es mayor que el de la planta. Recordemos también que el potencial hídrico es la sumatoria de varios componentes. En condiciones de suelos no salinos, el componente más importante del potencial hídrico es el potencial mátrico derivado del tamaño y proporción de las partículas que forman la fase sólida del suelo; en esos casos, el potencial osmótico del suelo es muy bajo. Pero en los suelos salinos, el componente osmótico del potencial hídrico adquiere valores tan altos que impiden el movimiento termodinámico del agua hacia la planta. En esas circunstancias, aunque el suelo se vea totalmente húmedo la planta no puede absorber agua y termina por deshidratarse. Desde el punto de vista fisiológico, la planta sufre una situación similar al estrés hídrico provocado por la falta de agua en el suelo, es decir el potencial hídrico del suelo es inferior al de la planta y el agua no se mueve hacia esta última sino que se pierde agua desde la planta hacia el suelo. A pesar de esta similitud existen algunas diferencias entre ambos tipos de estrés. La principal diferencia es que en el estrés salino, las raíces de las plantas están sumergidas en una solución hipertónica respecto a la solución celular. En cambio, en el estrés hídrico las células de la raíz no están rodeadas de solución hipertónica sino de suelo seco o aire seco. Esta diferencia determina que en el caso de estrés salino las células sufran plasmólisis (separación del citoplasma de la pared celular) mientras que en el caso del estrés hídrico no existe esa separación del citoplasma de la pared celular.

En los casos de estrés osmótico gradual, muchas especies vegetales tienen ciertos mecanismos de ajuste a esa situación adversa conocidos como ajuste osmótico. Estos mecanismos de ajuste son parciales es decir, les permite soportar hasta cierto nivel la disminución del potencial osmótico del suelo. Para ello, las plantas acumulan iones disueltos en la solución del suelo en su vacuola y de esa forma disminuyen el potencial hídrico de sus tejidos y el agua puede seguir entrando desde el suelo a la planta. Sin embargo, este mecanismo tiene un costo energético para la planta pues los solutos iónicos inorgánicos (Na^+ , K^+ , Cl^- , SO_4^{-2} , HCO_3^-) son incompatibles con las enzimas del citoplasma, por lo cual se ubican en un compartimento especial como la vacuola. Para contrabalancear el bajo potencial osmótico de la vacuola, las células deben sintetizar otros solutos orgánicos compatibles con el sistema enzimático del citoplasma (prolina, glicina-betaína, sorbitol, manitol, etc.) con el consiguiente costo de síntesis de esos compuestos. En resumen el ajuste osmótico es una respuesta fisiológica al estrés que le permite a la planta absorber agua y mantener la turgencia celular y el crecimiento ligado a esa turgencia.

Según la CE de las aguas para riego, el laboratorio de Riverside (U.S. Salinity Laboratory, 1954) establece las siguientes categorías de aguas para riego (Tabla 2):

Tabla 2. Categorías de aguas para riego según su CE (U.S. Salinity Laboratory, 1954).

C.E. a 25°C ($\mu\text{mhos/cm}$)	Peligrosidad salina	Comentarios
0-250	Baja	Puede ser usada para todos los cultivos y en todo tipo de suelo
250-750	Moderada	Puede ser usada en todos los cultivos, excepto los muy sensibles. Con suelos de baja permeabilidad, necesitará algún lavado
750-2250	Media	Recomendada para cultivos de tolerancia moderada a buena. Usar solo en suelos de buena a moderada permeabilidad. Requiere riegos de lavado regulares
2250-4000	Alta	Sólo para cultivos de buena tolerancia. Sólo en suelos de buena permeabilidad. Requiere lixiviación regular
más de 4000	Muy Alta	En general, inapropiadas para riego

Nijensohn (1966) plantea algunas observaciones críticas a esta clasificación, la cual sólo toma en consideración la CE sin evaluar el tipo de sales que intervienen. Al respecto, hace notar que a igualdad de CE, serán menos peligrosas las aguas que tengan una buena proporción de sales de limitada solubilidad, pues al concentrarse la solución del suelo parte de estas sales precipitarán, como sucede en aguas salinas ricas en sulfato de calcio de la región de Cuyo. Otro aspecto importante que plantea Nijensohn (1966) es la relación entre la CE del agua de riego (CE agua) y la CE del extracto a saturación (CEes) para ese agua, de la cual se deriva el concepto de *Factor Interpretativo de Concentración* (FIC), la cual se expone a continuación:

Tabla 3. Relación entre la CE del agua de riego (CE agua), la CE del extracto a saturación (CEes) y del Factor Interpretativo de Concentración (FIC) (Nijensohn, 1966).

C.E. agua a 25°C	C.E.es a 25°C	FIC = CEes /CE agua
------------------	---------------	---------------------

(μmhos/cm)	(μmhos/cm)	
0-250	2000	8
250-750	2000 a 4000	5.33
750-2250	4000 a 8000	3.55
2250-4000	8000 a 12000	3.00
más de 4000	12000 a 16000	2.66

11.2.2. Requerimiento de lixiviación

El requerimiento de lixiviación (RL) es el exceso (expresado como porcentaje) que debo agregar al agua de riego necesaria para cubrir la evapotranspiración, con el objeto de evitar la acumulación de sales en las capas superiores del suelo.

Una forma de evitar los problemas de salinización del suelo por el aporte repetido de sales que se incorporan en cada riego, y de disminuir la peligrosidad salina es utilizar un exceso de agua de riego. Este exceso de agua, al percolar hacia las capas de suelo más profundas lixiviana las sales de las zonas exploradas por las raíces. El agregado de un volumen de riego en exceso, absolutamente necesario para evitar la pérdida de calidad del suelo, trae como contrapartida, una disminución de la eficiencia de uso del agua tratada en otra parte de este capítulo.

Tal como lo plantea Nijensohn (1966), para mantener la zona explorada por las raíces en un nivel de salinidad determinado, no peligroso, la cantidad de sales que se agregan en cada riego debe ser igual a la cantidad de sales que se eliminan de esa zona por drenaje a capas más profundas. Esto puede ser expresado como:

$$V_r \cdot C_r - V_d \cdot C_d = 0$$

donde:

V_r = Vol. de riego

C_r = Concentración salina del agua de riego

V_d = Vol. de drenaje

C_d = Concentración salina del agua de drenaje

y por transposición de términos:

$$\frac{V_d}{V_r} = \frac{C_r}{C_d}$$

La relación V_d/V_r se denomina relación de lixiviación (RL). Los términos C_r y C_d pueden ser reemplazados por las respectivas C.E., es decir CE agua de riego y CE agua de drenaje (C_{Er} y C_{Ed} respectivamente) con lo cual tenemos que:

$$RL = C_{Er} / C_{Ed}$$

esta RL puede expresarse en % y en ese caso hablamos de:

$$\text{Requerimiento de Lixiviación} = RL (\%) = (C_{Er} / C_{Ed}) 100$$

El requerimiento de lixiviación nos dice el porcentaje de agua de riego adicional al necesario para cubrir la evapotranspiración que debo agregar en cada riego para mantener la peligrosidad salina en niveles aceptables.

En esta ecuación, el valor de CE_r está fijo, de acuerdo al agua de riego que se utiliza. En cambio, como agrónomos podemos establecer el valor de CE del agua de drenaje que consideramos adecuado para evitar la peligrosidad salina, según el cultivo y el tipo de suelo que manejamos. El valor de CE_d puede ser asimilado a la CE del extracto a saturación (CE_s). Cuanto mayor sea el valor que le asignamos a la CE_s menor será el exceso de agua a agregar. En contraposición, si somos exigentes en fijar un valor menor de CE_s mayor será el volumen de agua que debo agregar para llegar a esa CE_s .

Además del RL aplicado en cada riego, en situaciones en que la peligrosidad salina es alta, conviene efectuar lavado de suelo durante la estación de reposo vegetativo (invierno) para evitar el problema de hipoxia a las raíces cuando esos lavados se prolongan varios días.

En cultivos regados por goteo es normal la acumulación de sales en las áreas más externas del bulbo húmedo y también en la superficie del suelo no mojada por el gotero. En esas circunstancias una lluvia abundante y torrencial en verano, puede provocar el arrastre de las sales superficiales y externas del bulbo a la zona interior del mismo (movimiento centrípeto de agua salinizada hacia las raíces). Este movimiento hacia las raíces suele causar severos daños a la planta por el brusco aumento de la salinidad a nivel de raíces, como ha sucedido en varias ocasiones. En esos casos, habría que regar por goteo de inmediato para crear un flujo de agua desde el centro del bulbo del gotero hacia el exterior del mismo, es decir un movimiento centrífugo que lixivien las sales en profundidad y hacia el exterior del bulbo. En regiones con lluvias que ocurren en invierno, durante el reposo vegetativo, esas lluvias producen un lavado y arrastre de las sales a niveles más profundos que los explorados por las raíces. En regiones con inviernos secos como es el caso de Cuyo, y cuando las condiciones de nivel y disponibilidad de agua lo permiten, se deben realizar riegos de lavado durante el invierno, aprovechando el reposo vegetativo de las raíces. Casos similares al del riego por goteo pueden ocurrir en cultivos regados por surcos o con bordos, en los cuales ocurre acumulación de sales en la parte alta de los mismos. Las precauciones y lavados tienen el mismo principio que con el riego por goteo.

11.2.3. Efecto tóxico específico de iones

Además del daño producido a las plantas por efecto osmótico, ciertos iones presentes en la solución del suelo muestran un efecto tóxico sobre las plantas. En realidad, cualquier ión puede resultar tóxico para las plantas cuando su concentración sobrepasa cierto nivel, lo que varía es el nivel crítico de cada ión. Esa concentración depende del ión, de las características físico-químicas del suelo y de la especie en cuestión.

El catión más estudiado por su efecto tóxico es el sodio (Na^+). Las aguas con alto contenido de sodio son especialmente preocupantes, pues el sodio tiene efectos perjudiciales tanto para las plantas como para las condiciones físicas y físico-químicas del suelo. En este último sentido, el sodio actúa sobre los coloides del suelo, aumentando su dispersión y en consecuencia disminuyendo la permeabilidad o conductancia de esos suelos. Es interesante remarcar que el calcio y el magnesio ejercen una acción inversa al sodio, disminuyendo la acción perjudicial de este último cuando se encuentran en la solución del suelo.

Existe numerosos estudios sobre la peligrosidad sódica de las aguas de riego (Nijensohn, 1966). Uno de los más conocidos es el del US Salinity Laboratory (1974) en el cual las aguas de riego se clasifican por su peligrosidad salina y sódica. Respecto a la peligrosidad sódica se basa en la Relación de Absorción de Sodio (RAS). La RAS es el cociente entre los me/L del catión sodio, dividido

por la raíz cuadrada de la semisuma de los cationes calcio más potasio, también expresados en me/L. En base a los valores de RAS se establecen las siguientes categorías (Tabla 4):

$$\text{RAS} = \frac{\text{Na}}{\sqrt{1/2 (\text{Ca} + \text{Mg})}}$$

Tabla 4. Categorías de peligrosidad sódica de las aguas de riego en base a los valores de RAS.

RAS	Peligrosidad sódica
0 a 10	Baja
10 a 18	Media
18 a 26	Alta
más de 26	Muy Alta

En la célula vegetal la alta concentración de sodio, afecta la actividad de enzimas al actuar sobre las moléculas de agua que rodean a esas proteínas, lo cual produce cambios en la estructura cuaternaria de las mismas.

Además del sodio, otros dos iones que suelen causar perjuicios a los cultivos son el cloruro y el borato (Fipps, 1996). Ambos son nutrimentos esenciales para las plantas. Es decir, la deficiencia impide completar el ciclo biológico normal de un vegetal. Sin embargo, su exceso provoca efectos tóxicos. Al respecto es interesante recordar que el anión borato por ser un micronutriente especialmente peligroso, pues variaciones muy pequeñas en su contenido pueden producir efectos tóxicos.

11.2.4. Tolerancia de los cultivos a la salinidad

No todos los cultivos son afectados en igual forma por la salinidad. Existen grandes diferencias en la tolerancia a la salinidad entre las distintas especies y aún dentro de una misma especie.

Desde el punto de vista agronómico la tolerancia a la salinidad de un cultivo, se mide como la disminución del rendimiento a una CE determinada, comparado con el rendimiento en condiciones no salinas (Maas & Hoffman, 1977).

Varios autores presentan listados con la tolerancia de los distintos cultivos a la salinidad. Por ejemplo Maas & Hoffman (1977) presentan una tabla con numerosos cultivos y para cada uno el valor crítico o umbral de CEes que inicia la disminución del rendimiento, el % de disminución del rendimiento por cada unidad de CEes (ambas CE expresadas como mmhos/cm) y una calificación del cultivo respecto a la tolerancia a salinidad como sensible, moderadamente sensible, moderadamente tolerante y tolerante. Grattan (2002) también muestra listados de tolerancia a salinidad de diversos cultivos. El trabajo de Fipps (1996) presenta varias tablas que incluyen límites de tolerancia a diversos nutrimentos y elementos minerales, tolerancia a salinidad de varios cultivos, tolerancia a cloruros, a sodio y a boro. Para profundizar el tema, se recomienda la lectura de los trabajos mencionados anteriormente.

La tabla siguiente, resumida a partir de los datos de Fipps (1996), muestra las diferencias de tolerancia a salinidad algunos cultivos, medida como rendimiento potencial en según la CEes del suelo.

Tabla 5. Tolerancia de algunos cultivos a distintos niveles de salinidad del suelo (CEes, mmhos/cm a 25 °C) (Fipps, 1996).

Cultivo	Rendimiento potencial según CEes		
	100%	75%	50%
Poroto	1.0	2.3	3.6
Lechuga	1.3	3.2	5.2
Maíz	1.7	3.8	5.9
Cebolla	1.2	2.8	4.3
Pimiento	1.5	3.3	5.1
Tomate	2.5	5.0	7.6
Papa	1.7	3.8	5.9
Arroz	3.0	5.1	7.2
Trigo	6.0	9.5	13.0
Cebada	8.0	13.0	18.0
Remolacha	7.0	11.0	15.0
Algodón	7.7	13.0	17.0
Vid	1.5	4.1	6.7
Almendro	1.5	2.8	4.1
Manzana, pera	1.7	3.3	4.8
Damasco	1.6	2.6	3.7
Durazno	1.7	2.9	4.1
Cítricos	1.7	3.3	4.8
Olivo	2.7	5.5	8.4
Palmera datilera	4.0	10.9	17.9
Alfalfa	2.0	5.4	8.8
Ryegras perenne	5.6	8.9	12.2
Sorgo	4.0	7.2	11.0

12. Bibliografía

- Abatte, P.E., J.L. Dardanelli, M.G. Cantarero, M. Maturano, R.J.M Melchiorre & E.E. Suero. 2004. Climatic and water availability effects on water-use efficiency in wheat. *Crop Sci.* 44:474-483.
- Bertranou, A. & E. Schulze. 1993. Guía para un programa del IIMI en América Latina. Instituto Internacional de Manejo de la Irrigación. Colombo. Sri Lanka.

- Blum, A. & J.W. Johnson. 1992. Transfer of water from roots into dry soil and the effect on wheat water relations and growth. *Plant Soil* 145:141-149.
- Cavagnaro, J.B., B.R. De Lis & R. Tizio. 1971. Drought hardening of the potato plant as an after effect of soil drought conditions at planting. *Potato Res.* 14:181-192.
- Chalmers, D.J., P.D. Mitchell & L. van Heek. 1981. Control of peach tree growth and productivity by regulated water supply, tree density and summer pruning. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 106:307-312.
- Chambouleyron, J. 2005. Riego y drenaje. Técnicas para el desarrollo de una agricultura regadía sostenible. Edit. Univ. Nac. Cuyo. Mendoza. Argentina. Tomo I. 471 p., Tomo II 1026 pp.
- Cuadernos Value. 1995. Riego deficitario controlado. Mundiprensa. España. 188 p.
- De Santa Olalla Mañas, F.M. & J.A. De Juan Valeros. 1993. *Agronomía del riego*. Edic. Mundi-Prensa. Madrid. 732 p.
- Doorenbos, J. & W.O. Pruitt. 1974. Guidelines for predicting crop water requirements. FAO Irrigation and drainage, paper n° 24. FAO Roma.
- Dry, P.R. & B.R. Loveys. 1998. Factors influencing grapevine vigour and the potential for control with partial rootzone drying. *Austr. J. Grape Wine Res.* 4:140-148.
- Dry, P.R., B.R. Loveys, M. Stoll, D. Steward & M.C. McCarthy. 2000. Partial rootzone drying – an update. *Aust. Grapegrower & Winemaking* 438a:35-39.
- Federes, E., D.A. Goldhamer & L.R. Parsons. 2003. Irrigation water management of horticultural crops. *HortScience* 38:1036-1042.
- Ferreya, R., G. Sellés G. & I. Sellés. 2001. Riego deficitario controlado en uvas de mesa. Estrategias de riego para enfrentar situaciones de escasez de agua en frutales. *Boletín INIA* n° 60. Chile. 44 p.
- Fipps, G. 1996. Irrigation water quality standards and salinity management strategies. *Texas Cooperative Extension B-1667*: 1-20.
- Girona, J. & J. Marsal. 1995. Estrategias de RDC en almendro. *En: Riego deficitario controlado*. M. Zapata & P. Segura (eds.). Cuadernos Value. Mundiprensa España. pp. 97-118.
- Grassi, C.J. 1966a. Economía del agua. *En: Riego y drenaje*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) (ed). Bs. As. Argentina. pp. 335-347.
- Grassi, C.J. 1966b. Economía del agua. *En: Riego y drenaje*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) (ed). Bs. As. Argentina. pp. 115-165.
- Grassi, C.J. 1998. *Fundamentos del riego*. Centro Interamericano de Desarrollo e Investigación Ambiental y Territorial (CIDIAT). Mérida. Venezuela. 392 p.
- Grattan, S.R. 2002. Irrigation water salinity and crop production. *Agriculture and Natural Resources Publication* 8066:1-9. Univ. of California, Davis.
- Greco, S.A. & J.B. Cavagnaro. 1991. Influence of drought at different growth stages on yield of lentils. *Lens* 18:27-29.
- Greco, S.A. & J.B. Cavagnaro. 2002. Effect of drought on biomass and allocation in three varieties of *Trichloris crinita* P. (Poaceae) a forage grass from the arid Monte region of Argentina. *Plant Ecol.* 164:125-135.
- INTA. 1966. *Riego y drenaje*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Bs. As. Argentina. 601 p.

- Israelsen, O.W. & V.E. Hansen. 1962. Irrigation principles and practices. Chapter 1. John Wiley and Sons, Inc. N.Y.
- Kramer, P.J. & J.S. Boyer. 1995. Water relations of plants and soils. Academic Press, N.York. 495 p.
- Li, S.H., S.G. Huget, P.G. Schoch & P. Orlando. 1989. Response of peach tree growth and cropping to soil water deficits at various phenological stages of fruit development. *J. Hort. Sci.* 64:541-552.
- Lis, B.R. de, I. Ponce, J.B. Cavagnaro & R.M. Tizio. 1967. Studies of water requirements of horticultural crops. II. Influence of drought at different growth stages of onion. *Agron. J.* 59:573-576.
- Lis, B.R. de, J.B. Cavagnaro, R. Tizio & H. Morales. 1968a. Modificaciones morfo-fisiológicas en la planta de cebolla (*Allium cepa*, L.) en relación a sequía en período crítico de necesidad de agua. *Rev. Fac. Ciencias Agrarias* t. XIV (1-2):58-72.
- Lis, B.R. de, J.B. Cavagnaro & R. Tizio. 1968b. Estudios sobre requerimientos hídricos en especies hortícolas. III. Influencia de la sequía sobre la modalidad vegetativa y rendimiento del ajo (*Allium sativum* L.). RIA Serie 2. *Biología y Produc. Vegetal.* V(2):11-22.
- Lis, B.R. de, J.B. Cavagnaro, R. Tizio, A. Urbietta & H. Morales. 1969. Estudios sobre requerimientos hídricos en especies hortícolas. V. Influencia de períodos de sequía sobre la modalidad vegetativa y rendimiento del pimiento (*Capsicum annum* L.). RIA Serie 2. *Biología y Produc. Vegetal.* VI:145-153.
- Lis, B.R. de, I. Ponce & R. Tizio. 1964. Studies of water requirements of horticultural crops. I. Influence of drought at different growth stages of potato on the tuber's yield. *Agron. J.* 56:377-381.
- Loomis, R.S. & D.J. Connor. 1992. Crop ecology: productivity and management in agricultural systems. Cambridge Univ. Press. Cambridge. 538 p.
- Loveys, B.R., M. Stoll, P.R. Dry & M.G. McCarthy. 1998. Partial rootzone drying stimulates stress responses in grapevine to improve water use efficiency while maintaining crop yield and quality. *Aust. Grapegrower & Winemaker* 414a:108-113.
- Maas, E.V. & G.J. Hoffman 1977. Crop salt tolerance – Current assessment. *J. Irrig. Drain. E-ASCE* 103, IR2:115-134.
- Mitchell, P.D., P.H. Jerie & D.J. Chalmers. 1984. The effects of regulated water deficit on pear tree growth, flowering, fruit growth and yield. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 109:604-606.
- Mitchell, P.D., D.J. Chalmers, P.H. Jerie & G. Burge. 1986. The use of initial withholding of irrigation and tree spacing to enhance the effect of regulated deficit irrigation. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 111:858-861.
- Mygatt, E. 2006. World's water resources face mounting pressure. *In*: Earth Policy Institute, www.earth-policy.org.
- Nijensohn, L. 1966. Calidad de las aguas para riego. *En*: Riego y drenaje. (Ed.) INTA. Argentina. pp. 168-205.
- Ojeda, H. 1999. Influence de la contrainte hydrique sur la croissance du péricarpe et sur l' évolution des phénols des baies de raisin (*Vitis vinifera*, L) cv. Syrah. Thèse de Doctorat. Ecole Nationale Supérieure Agonomique de Montpellier, France.
- Perez Peña, J. 2000. Restricciones hídricas durante el desarrollo de la baya y su influencia en el crecimiento vegetativo, reproductivo, rendimiento y calidad enológica de la uva variedad Cabernet Sauvignon. Tesis de Maestría. Posgrado de Riego y Drenaje. Fac. Ciencias Agrarias. U.N.Cuyo.

- Ruiz Sanchez, M.C. & J. Girona. Investigaciones sobre riego deficitario controlado en melocotonero. *En: Riego deficitario controlado*. M. Zapata & P. Segura (eds). Cuadernos Value. Mundiprensa. España. pp. 67-95.
- Salisbury, F.B. & C.E. Ross. 1994. *Fisiología Vegetal*. Grupo Editorial de Iberoamérica SACV. Mexico. 759 p.
- Salter, P.J. & J.E. Goode 1967. Crop responses to water at different stages of growth. Commonwealth Agric. Bureaux. Bucks, England. 246 p.
- Shackel, K.A., B. Lampinen, S. Southwick, W. Olson, S. Sibbett, W. Krueger, J. Yeager & D. Goldhamer. 2000. Deficit irrigation in prunes: maintaining productivity with less water. *HortScience* 35:1063-1066.
- Stoll, M., B. Loveys & P. Dry. 2000. Hormonal changes induced by partial rootzone drying of irrigate grapevine. *J. Exp. Bot.* 51:1627-1634.
- Taiz, L. & E. Zeiger. 1998. *Plant Physiology* (2nd. edition). Sinauer Assoc. Inc. Publishers. Massachussets. 792 p.
- U.S. Salinity Laboratory. 1954. *Manual de diagnóstico y rehabilitación de suelos salinos y sódicos*. N° 60. 160 p.
- Vallone, R. & L. Nijensohn. 2002. *Guía de orientación para regantes de zonas áridas*. Univ. Nac. Cuyo. 151 p.
- Vallone, R.C. 1998. *Influencia del estado hídrico sobre desarrollo, rendimiento y calidad enológica en vid*. Tesis de Maestría. Postgrado de Riego y Drenaje. Fac. Ciencias Agrarias. U.N.Cuyo. 130 p.

EL AGUA EN LOS ANIMALES DOMESTICOS DE PRODUCCION

Néstor Pedro Stritzler & Celia Mónica Rabotnikof

- 1. El agua en el cuerpo animal**
- 2. Utilización del agua**
- 3. Fuentes y vías de pérdida de agua**
- 4. Funciones del agua y consumo**
- 5. Factores del animal que afectan el consumo de agua**
 - 5.1. *Especie*
 - 5.2. *Raza*
 - 5.3. *Hábitos de consumo*
 - 5.4. *Peso vivo*
 - 5.5. *Producción de leche*
 - 5.6. *Preñez*
- 6. Factores del ambiente que afectan el consumo de agua**
 - 6.1. *Consumo de materia seca*
 - 6.2. *Calidad de la dieta*
 - 6.3. *Humedad de la dieta*
 - 6.4. *Calidad del agua de bebida*
 - 6.5. *Temperatura del agua de bebida*
 - 6.6. *Temperatura ambiente*
 - 6.7. *Velocidad del viento*
 - 6.8. *Humedad ambiente*
 - 6.9. *Sombra*
- 7. Conclusiones**
- 8. Agradecimientos**
- 9. Bibliografía**

Existe en nuestro planeta una enorme diversidad en las formas de vida, desde organismos muy simples en términos relativos, como los virus y las bacterias, hasta muy complejos en los mismos términos, como los mamíferos. En todos ellos, sin embargo, se encuentran los mismos elementos químicos, y similares tipos de moléculas orgánicas (Randall *et al.*, 2002), la enorme mayoría de ellas, en medio acuoso. El agua, un disolvente de propiedades físicas y químicas muy particulares y especiales, es el medio en el que se producen todos los procesos vitales (Randall *et al.*, 2002), y la vida tal como la conocemos sería imposible sin esta molécula clave.

“Una solución acuosa, contenida en el interior de un cuerpo, en el que tanto el volumen del mismo como la concentración de la solución acuosa de su interior permanezcan relativamente constantes y dentro de límites bastante estrechos”, es una definición que puede aplicarse a una serie de cuerpos, entre los que sin dudas se encuentra el cuerpo animal (Schmidt-Nielsen, 1984). Si es ésta, entonces, una definición posible de animal, debe enfatizarse que éste debe permanecer en un estado estacionario con respecto al agua y los solutos, y que desviaciones sustanciales de las condiciones normales son, generalmente, peligrosas y hasta fatales. Algunas propiedades del agua son determinantes para la vida de los animales terrestres. El elevado calor específico del agua resulta útil para los grandes animales terrestres porque el agua del cuerpo actúa como un tampón térmico y permite que la temperatura del organismo permanezca relativamente constante aunque varíe la temperatura ambiente. Además, el elevado calor de vaporización del agua constituye el medio eficaz

por el que los vertebrados, y entre ellos lógicamente los mamíferos, pierden calor por evaporación del sudor (Nelson & Cox, 2004).

1. El agua en el cuerpo animal

El agua es el componente más importante del protoplasma de todas las células (Bavera, 2001). Es la molécula de mayor concentración en el cuerpo del animal, ya que representa el 98% de las 123.10^{26} moléculas presente en el mismo (MacFarlane & Howard, 1970).

Existen importantes evidencias de que los primeros organismos vivos surgieron en un medio acuático, y es por lo tanto lógico y natural que los actuales sean tan dependientes y se hallen tan adaptados a dicho entorno, desarrollando estrategias que les permiten aprovechar las propiedades del agua (Nelson & Fox, 2004). Esos primeros organismos seguramente se formaron a partir de microgotitas de líquido rodeadas, cada una, de moléculas lipídicas, que finalmente terminaron formando membranas. Éstas son estructuras tenues, delgadas, que permiten que el interior contenga moléculas y concentraciones de los distintos solutos, diferentes del exterior. Esta diferencia hace que las membranas proporcionen la posibilidad de existencia de células, con contenido organizado (Randall *et al.*, 2002). Además, la existencia de membranas en lugar de las paredes rígidas, típicas de los vegetales, establece una diferencia muy grande, entre ellas, ya que permite el movimiento del agua.

Las membranas, por lo tanto, provocan ciclos de arrugamiento o hinchamiento de las células, que pueden así cambiar su tamaño (Randall *et al.*, 2002). En el cuerpo animal, por lo tanto, el agua puede estar dentro o fuera de las células, y es precisamente ésta la división más importante del agua corporal, que puede ser, entonces, agua intracelular o agua extracelular.

El agua intracelular, considerada como agua de un único compartimiento, es en realidad la sumatoria de muchos de ellos, minúsculos, las células del cuerpo (Olusanya & Isoun, 1992). Este compartimiento forma el 50% de la masa corporal de un mamífero adulto normal (N.A.S., 1974) y representa el 70% del total del agua corporal (Fig. 1).

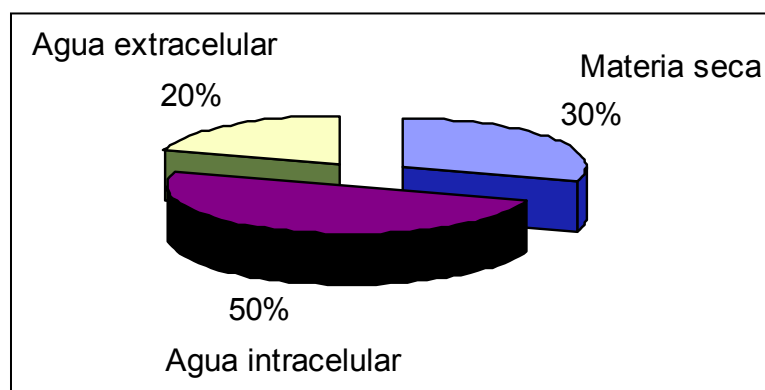


Figura 1. Contribución relativa (en %) de la materia seca y el agua intra y extracelular en un mamífero adulto.

El agua extracelular es, por definición, toda la que se encuentra fuera de las células del cuerpo. Representa aproximadamente el 20% del total de la masa corporal (Fig. 1), o el 30% del total del agua corporal de un mamífero adulto normal (Olusanya & Isoun, 1992). Dentro del agua extracelular

existen tres fracciones: El fluido intersticial, que es el más grande y representa el 70 - 75% de este compartimiento. Es el agua que se encuentra en el espacio intercelular. No es agua circulante por encontrarse fuera del sistema vascular. El plasma es el segundo en importancia desde el punto de vista cuantitativo. Es agua que se encuentra dentro del sistema vascular. El tercer componente del agua extracelular es el agua transcelular. Este compartimiento es, generalmente, el más pequeño, e incluye el agua contenida en el líquido encéfalo-raquídeo, el humor acuoso del ojo, el líquido sinovial de las articulaciones, la orina, el agua volcada al tracto digestivo y el líquido de peritoneo y pleura (Olusanya & Isoun, 1992).

El tamaño de cada uno de estos compartimientos puede estimarse introduciendo una cantidad conocida de una sustancia que se distribuya rápida y uniformemente en el compartimiento cuyo volumen se quiere conocer. Se toma una muestra, se mide la concentración y se estima el volumen de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$V = S / C$$

donde:

V = Volumen del compartimiento (en mililitros);

S = Cantidad de sustancia introducida (en miligramos), y

C = Concentración de la sustancia en el agua del compartimiento (en miligramos/mililitro).

Utilizando urea puede estimarse de esta manera el agua corporal total, (Olusanya & Isoun, 1992), que se distribuye uniformemente en todos los compartimientos líquidos. El agua extracelular se estima utilizando sustancias que pasen a todos los compartimientos, excepto el interior de las células, donde no pueden llegar. Se han utilizado varias sustancias para estimar el volumen extracelular, entre ellas sulfatos, inulina, tiocianatos, etc. El agua intracelular puede estimarse por diferencia entre ambas.

La urea como marcador para estimar el agua corporal total, se ha utilizado también para conocer la masa de tejido graso de un animal, o la variación del mismo a través del tiempo, como respuesta a distintos tratamientos o estados fisiológicos. El fundamento del método se basa en la baja concentración de agua del tejido graso, por lo que, al existir una relación inversa entre el tejido graso y el agua corporal, puede estimarse el volumen de uno, midiendo el otro.

En condiciones normales de producción, el agua es necesaria principalmente para que los animales cubran sus requerimientos fisiológicos (A.R.C., 1980). La tolerancia de los animales a la deshidratación y la eficiencia con que los mismos pueden usar mecanismos de regulación, varían ampliamente entre especies, pero en todos, los principales reguladores del balance hídrico son el agua ingerida y la excreción urinaria (Amakiri & Heath, 1992). La retención de agua en el cuerpo es muy baja en relación al consumo, por lo que sólo es necesario mantener un nivel de agua corporal constante (Stritzler, 1991).

El agua es imprescindible para la supervivencia de los mamíferos de manera contundente, y esto es tan así que, excepto los de desierto, los animales que son privados de ella sólo pueden sobrevivir durante un corto lapso, diez veces menor que los que son privados de alimento (Forbes, 1995) y lo sustituyen con la utilización de los propios tejidos corporales, hasta la extenuación (MacFarlane & Howard, 1970).

Todos los animales tienen cierta flexibilidad a las variaciones corporales en el contenido de agua, aunque hay grandes diferencias entre especies. Un mamífero puede tolerar la pérdida de prácticamente el 100% de su grasa corporal y el 50% de su proteína y aún sobrevivir, pero una pérdida de unos pocos puntos porcentuales de su agua corporal lo pone en muy malas condiciones (Schmidt-Nielsen, 1984), con bajas probabilidades de recuperación en el corto plazo. Una pérdida del 10% de su agua corporal significa la muerte del animal.

La naturaleza fisicoquímica de la vida en la Tierra es sobre todo un reflejo de las especiales propiedades del agua. La presencia de agua en la Tierra permitió el inicio de la vida hace varios miles de millones de años, en un mar salado y poco profundo. El agua es por lo tanto imprescindible para todos los procesos bioquímicos y fisiológicos vitales, ya que éstos se producen en medio acuoso (Randall *et al.*, 2002), y dado que está relacionada directa o indirectamente con todos los mecanismos de la fisiología de los animales domésticos, una parte importante del esfuerzo fisiológico de éstos es destinada a conservar el agua corporal y a regular la composición química del medio acuoso interno (Randall *et al.*, 2002).

Los mamíferos adultos terrestres contienen aproximadamente entre un 67% y un 75% de agua del total de su masa corporal (Olusanya & Isoun, 1992; Church, 1993). Sin embargo, esta proporción varía a lo largo de la vida del animal, desde un valor máximo en el recién nacido (90% de la masa corporal) hasta un mínimo en el animal adulto (Cerana, 1975). También existen diferencias, aunque menores, en el contenido de agua de las distintas especies animales y para una misma especie entre los distintos sexos (Olusanya e Isoun, 1992; Church, 1993).

Tampoco es uniforme el contenido de agua de los distintos tejidos animales. La sustancia gris del cerebro es el tejido de mayor contenido de agua mientras que el esmalte dentario el de menor. El tejido adiposo tiene baja proporción de agua, menor al 10% (Van Es, 1982). Esta es la razón por la cual animales más gordos tienen menos agua corporal que animales flacos y las hembras, que depositan mayor tejido graso, tienen menos agua con respecto a los machos a igualdad de especie, raza, peso y edad (A.F.R.C., 1993). La acumulación de grasa, que llega a ser prácticamente el 100% de la ganancia de peso de un animal en terminación (A.F.R.C., 1993) tiende, por lo tanto, a diluir porcentualmente al resto de los tejidos (músculos y órganos internos tienen aproximadamente el mismo grado de hidratación), y consecuentemente a reducir el porcentaje de agua del total corporal. Si el contenido de agua se expresa en relación a los tejidos libres de grasa, los valores reducen mucho su variabilidad (Robelin, 1982; Schmidt-Nielsen, 1984).

2. Utilización del agua

Grandes volúmenes de agua pasan a través de las plantas y los animales a medida que crecen. En un estudio realizado considerando la producción de carne bovina de Estados Unidos de América, Beckett & Oltjen (1993), estimaron los litros de agua “desarrollada” (aquella que requiere trabajo o energía para utilizarla) necesarios para producir carne. Así, se consideró el agua consumida como bebida por los animales, el agua de riego de cultivos de granos y pasturas y el agua necesaria para el procesamiento de los animales hasta llegar a mercado. Estos autores concluyeron que son necesarios 3682 litros de agua por kilogramo de carne bovina producida en Estados Unidos de América. Sin embargo, si se considera el agua de lluvia, los números son mucho más grandes. La producción de 1 kg de materia seca de tejido vegetal requiere 2000 - 3000 litros de agua. El costo en agua de 1 kg de lana limpia es de 200 - 700. 10^3 litros, y 1 kg de materia seca de carne bovina requiere al menos de 200000 litros de agua (MacFarlane & Howard, 1970), considerando los requerimientos del animal y del forraje consumido.

La concentración de agua en el cuerpo animal es mantenida en un nivel constante en condiciones normales, lo que implica igualar las pérdidas y las ganancias, o dicho con otras palabras, el animal debe consumir tanta agua como pierde (Stritzler, 1991). Los mamíferos herbívoros en general y los rumiantes en particular, tienen control sobre la pérdida de agua a través de la materia fecal y la orina. Cuando no pueden consumir tanta agua como requieren, comienzan a ejercer controles sobre las pérdidas. Este control es de diferente magnitud en cada especie, pero todas tienden a reducir la cantidad de agua perdida por heces y a concentrar los solutos en orina. Los rumiantes privados de

agua reducen drásticamente la pérdida de urea por orina, incrementando el reciclaje al rumen, principalmente por epitelio ruminal.

La sed puede definirse como el deseo de beber agua, y es éste el más importante regulador de la ingestión de agua. El centro de la sed se localiza en el hipotálamo central, y el animal es inducido a beber agua ante una estimulación eléctrica o por inyección de solución salina hipertónica en esta región hipotalámica (Olusanya & Isoun, 1992), sugiriendo una gran sensibilidad a la presión osmótica de la sangre. Ésta aumenta cuando se priva al animal de agua, produciendo una disminución de la secreción de saliva. La consecuencia es sequedad de la boca y la faringe y sensación de sed, deseos de beber. El animal, entonces, beberá una cantidad de agua suficiente para balancear las pérdidas y revertir la sensación de sed. El agua ingerida se distribuirá rápidamente primero por el plasma sanguíneo, luego repondrá el líquido contenido en el compartimiento extracelular y finalmente el del compartimiento intracelular (Olusanya & Isoun, 1992). El balance de agua es, así, restablecido. Este sencillo mecanismo de reposición de agua, sin embargo, puede depender de muchos factores, tantos como para obtener resultados completamente distintos, como es el número de veces que un animal bebe, que puede variar desde cero hasta más de cuarenta en un día.

Los rumiantes de producción que viven en condiciones extensivas, muchas veces deben caminar grandes distancias hasta llegar al agua. Cuanto mayor es esta distancia, menor es el número de veces que los animales beben (Squires & Wilson, 1971). Esto puede tener consecuencias productivas importantes, porque por un lado aumentan los requerimientos energéticos de mantenimiento, debido a las distancias que los animales deben caminar para ir a beber, y por otro, al beber menos, también comen menor cantidad de alimento.

3. Fuentes y vías de pérdida de agua

Las fuentes de ganancia de agua para el animal son:

1. Agua de bebida o agua libre. Esta agua está, por supuesto, disponible para todos los animales de producción y la mayor parte de los salvajes. Su importancia es tan obvia que resulta imposible pensar en establecimientos de producción animal sin la presencia de agua de bebida.
2. Agua contenida en el alimento. Los animales incorporan agua con los alimentos. Este consumo es inevitable y se produce cada vez que el animal desea comer. El agua del alimento está contenida en las células (agua intracelular) o en los espacios intercelulares (agua extracelular), y también puede tener importancia el agua adherida al alimento (lluvia o rocío). Distintos alimentos pueden contener concentraciones muy distintas de agua.

En términos generales, los alimentos conservados, como los henos, granos y balanceados comerciales, tienen bajos porcentajes de agua, que oscilan entre el 8 y el 12%. Justamente este bajo porcentaje es el que permite su conservación por períodos prolongados, al evitar la fermentación microbiana y la formación de hongos.

Otro grupo de alimentos conservados, los silajes, basan su estabilidad en el tiempo, en la generación de condiciones de acidez tales que no permiten la proliferación microbiana. Estos alimentos tienen altos porcentajes de agua, de alrededor de 65 - 70% del peso total.

Las pasturas permanentes y verdes de verano e invierno varían la proporción de agua de acuerdo al estado de desarrollo y las condiciones ambientales. Las plantas jóvenes suelen tener muy altos contenidos de agua, y a medida que envejecen, la proporción de agua disminuye

hasta hacerse extremadamente baja en forrajes sobremaduros, diferidos y rastrojos. En todos ellos, el porcentaje de agua puede ser menor al 10% (Stritzler *et al.*, 2007).

Las condiciones ambientales también pueden influir sobre el contenido de agua de los alimentos. La alta humedad ambiente y los días nublados pueden aumentar la proporción de agua, y la baja humedad, la radiación solar y el viento, reducirla.

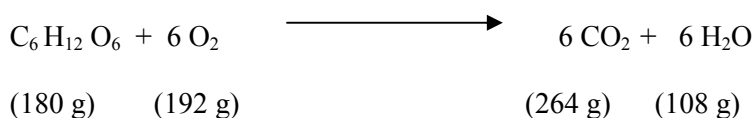
Cuando el alimento tiene grandes cantidades de agua, el problema que se le plantea al animal es el de eliminar el exceso (Schmidt-Nielsen, 1984), ya que éste puede llegar inclusive a afectar la producción de los animales domésticos. Una de las causas que puede ejercer un efecto negativo sobre las ganancias de peso de rumiantes en pastoreo de verdes invernales, es el bajo contenido de materia seca del pasto (Wilson, 1978), ya que animales pastoreando forrajes con estas características ven limitado el consumo de materia seca debido al elevado volumen de pasto fresco que deben cosechar (Jarrige, 1988) o a la imposibilidad de eliminar el exceso (Ferri & Stritzler, 1993). Este efecto es importante sólo si el agua está en el forraje (como agua intra o extracelular), ya que el agua de lluvia o el agua agregada externamente al forraje no tienen efecto claro sobre el consumo de materia seca del forraje (Ferri *et al.*, 2001). Esto se debe a que el agua externa es absorbida muy rápidamente desde el tracto digestivo y no contribuye así a ocupar volumen en el mismo (Forbes, 1995).

En cerdos, la relación entre agua y alimento es distinta que en bovinos, ya que para distintos contenidos de agua del alimento, el volumen total consumido es similar, debido aparentemente a la necesidad del cerdo de cubrir sus requerimientos de llenado del tracto (Brooks & Carpenter, 1990). El contenido de agua de las heces, en cerdos que consumen alimentos que contengan desde 10% hasta 95% de agua, fue similar (Cooper & Tyler, 1959). En pollos este efecto no ha sido estimado, ya que la mayoría de los alimentos modernos para pollos tiene una proporción constante, de alrededor del 11%, de agua (Bailey, 1990).

Cuando el consumo de agua es inevitablemente alto, por estar asociado al alimento, el riñón produce orina diluida, en grandes cantidades, como vía de eliminación del líquido (Schmidt-Nielsen, 1984). Por el contrario, con bajos consumos de agua, el riñón concentra la orina, reduciendo el volumen al mínimo. La orina es, entonces, tan concentrada como el riñón lo permite (Olusanya & Isoun, 1992).

3. Agua metabólica. También se la llama agua de oxidación y se forma en la combustión de la materia orgánica. Es importante aún en algunas especies domésticas de producción, como el cerdo (Brooks & Carpenter, 1990), pero no lo es tanto para los rumiantes (Stritzler, 1991; Church, 1993). En especies salvajes de ambientes secos, el agua metabólica es determinante (Hardy, 1972).

La oxidación de la glucosa es la típica reacción de oxidación de la materia orgánica:



Se puede estimar con facilidad, a partir de esta ecuación, que se producen 60 gramos de agua por cada 100 gramos de glucosa oxidados (A.R.C., 1980). También es posible afirmar que no existe posibilidad alguna de obtención de más agua de la oxidación de glucosa, que la obtenida en esta ecuación de reacción (Schmidt-Nielsen, 1984). Sin embargo, la mayor parte de la glucosa se encuentra en el cuerpo animal como polisacáridos, de los que el más frecuente es el glucógeno. Los polisacáridos tienen una menor proporción de hidrógeno en la molécula que la

glucosa; teniendo en cuenta que el agua metabólica puede considerarse formada por la oxidación del hidrógeno, la cantidad de agua formada dependerá de la cantidad de hidrógeno presente en la reacción de oxidación (Schmidt-Nielsen, 1984; Randall *et al.*, 2002). El rendimiento de agua de los polisacáridos de reserva de los mamíferos, normalmente glucógeno, es por lo tanto, algo menor de 56 g / 100 g de polisacárido metabolizado.

La oxidación de las grasas proporciona un rendimiento mayor de agua de oxidación. Por cada 100 gramos de grasa se producen 107 g de agua metabólica (A.R.C., 1980; A.F.R.C., 1993), aunque el valor varía levemente, dependiendo del grado de saturación de los ácidos grasos y de la composición de los triglicéridos (Schmidt-Nielsen, 1984) acumulados en el tejido adiposo.

El metabolismo de las proteínas es algo más complejo, debido a que el N contenido en la proteína da lugar a productos de excreción que contienen algo de hidrógeno, y éste se oxida produciendo agua. La cantidad de agua metabólica depende del metabolito final que aparece en orina. Si éste es urea, la cantidad de agua formada será de 0.39 g / g de proteína. Si es ácido úrico, la cantidad será de 0.50 g / g de proteína. En rumiantes se utiliza un valor de 0.40 (A.R.C., 1980), reflejando una alta concentración de urea y baja de ácido úrico.

Se forma, por lo tanto, un 91% más de agua a partir de la oxidación de grasa que de glucógeno, y 167% más que a partir de proteínas. Sin embargo, tal como lo plantea Schmidt-Nielsen (1984), esta información puede conducir a error, ya que los polisacáridos proporcionan menos energía que las grasas, por lo que para movilizar la misma cantidad de energía, el peso de nutrientes es distinto. Esta relación se muestra en la Tabla 1, adaptada de Schmidt-Nielsen (1984), en la que se expresa la producción de agua metabólica, de acuerdo a los distintos sustratos de oxidación (polisacáridos, grasas y proteínas).

Tabla 1. Producción de agua metabólica (en gramos) por gramo de materia seca de distintos sustratos de oxidación, concentración energética metabólica (en KJ/g MS) de cada sustrato y producción de agua metabólica por Kilojoule (KJ) (Adaptada de Schmidt-Nielsen, 1984).

	g agua / g MS sustrato	Concentración energética (en KJ / g MS)	g agua / KJ
Glucógeno	0.56	17.6	0.032
Grasa	1.07	39.3	0.027
Proteína	0.40	18.0	0.022

A igual tasa metabólica, por lo tanto, un animal utiliza menos de la mitad de la cantidad de grasa que de glucógeno, con una reducción correspondiente en la producción de agua metabólica. La cantidad de agua liberada de este origen, formada cuando se movilizan nutrientes de reserva del animal, es ligeramente favorable para el glucógeno en comparación con la grasa (Tabla 1). La oxidación de glucógeno, sin embargo, sostiene demandas energéticas de corto plazo, y sus depósitos se agotan rápidamente, por lo que no puede considerarse como una fuente energética competitiva con las grasas, que son reservas de mediano y largo plazo, tanto como fuente de energía como de agua metabólica.

El dromedario (*Camelus dromedarius*) recurre a la utilización de grasa para producir agua metabólica y así sobrevivir en el desierto, pero la rata canguro o rata del desierto (*Dipodomys spectabilis*), que desarrolló mecanismos de adaptación aún más eficientes, hace una utilización aún mayor del agua metabólica. Dado que hace una muy severa economía del agua, la pérdida es baja, pero aún así debe ser repuesta ya que un balance hídrico negativo permanente la conduciría a la deshidratación. Este animal come semillas secas, casi libres de agua y nunca bebe agua (Frank, 1988), por lo que su principal fuente de agua es el agua metabólica. Esta fuente representa el 90% de las ganancias de agua, mientras que el agua asociada al alimento es el 10% y el agua de bebida el 0% de las ganancias (Schmidt-Nielsen, 1972).

Las vías de pérdida de agua incluyen:

- Agua contenida en orina
- Agua contenida en heces
- Agua contenida en productos como leche o huevos
- Evaporación a través de los pulmones
- Evaporación por glándulas sudoríparas.

A ello debe agregarse un componente para el crecimiento en animales jóvenes (N.A.S., 1974); la producción de saliva es también utilizada por algunos animales, especialmente por roedores, como vía de eliminación de agua (Yousef, 1987). Cualquier factor que modifique una o más de estas vías de pérdida de agua afectará los requerimientos mínimos de agua del animal. La evaporación se produce en la superficie del animal y en los órganos de la respiración. El aire espirado por el animal, salvo excepciones, está saturado de vapor de agua (Schmidt-Nielsen, 1984) y a una temperatura generalmente más alta que la temperatura ambiente. La pérdida de agua por esta vía es sustancial, y en animales que jadean es la principal vía de evaporación y consecuente enfriamiento corporal.

4. Funciones del agua y consumo

El agua tiene, en el cuerpo, cinco funciones principales (MacFarlane & Howard, 1970; Stritzler, 1991):

- a. Interviene en la fermentación y digestión de alimentos en el tracto digestivo de todos los mamíferos. El agua del rumen puede llegar a representar el 15% del peso del animal, mientras que en el herbívoro no rumiante, el agua contenida en el tracto digestivo puede alcanzar hasta el 6% del peso vivo. Todas las reacciones enzimáticas, incluyendo las fermentaciones microbianas se realizan en medio acuoso.
- b. El agua interviene en la absorción de nutrientes, transportando las sustancias solubles dentro del cuerpo, y como fluido extracelular (Fig. 1) lleva anabolitos hacia y catabolitos desde los tejidos.
- c. La liberación intracelular de energía se lleva a cabo en un medio acuoso, el intracelular, que tiene aproximadamente 67% de agua, llamada agua intracelular, que representa una proporción alta del peso vivo y del total de agua del animal (Fig. 1).
- d. Los residuos fecales son excretados con por lo menos un peso equivalente de agua, mientras que hasta un 10% del peso vivo puede excretarse, en situaciones extremas, como agua contenida en la orina.

- e. El agua es utilizada como medio de enfriamiento del cuerpo animal, como mecanismo de disipación de corto plazo, a través de la evaporación por la piel y los pulmones.

Como ya fue mencionado, todas las reacciones internas y transporte de metabolitos y sustancias de desecho se realizan en medio acuoso (la sangre está formada por 80% de agua). La falta de agua provoca, entonces, una caída en su concentración corporal, disminuyendo su eficiencia en el transporte de oxígeno y en la eliminación de catabolitos. Cuando el nulo consumo de agua se mantiene en el tiempo, la situación descrita se agrava y como consecuencia final, se suspenden las actividades vitales y sobreviene la muerte.

El suministro de agua es, por lo tanto, de vital importancia. Lo es también, entonces, conocer el consumo de agua de los animales y cuáles son los factores que los afectan.

Desde hace mucho tiempo se conoce la relación existente entre la producción de calor y la superficie corporal de los animales, llamada ley de la superficie o ley de Rubner (Blaxter, 1964). Dadas las dificultades prácticas de medir superficies corporales, se utiliza hoy una potencia del peso vivo corporal (0.75) como unidad de referencia interespecífica del metabolismo animal, y debido a que el gasto de energía determina las necesidades dietéticas (Blaxter, 1964), también el consumo de alimento se expresa en relación al peso vivo elevado a la potencia 0.75 (A.R.C., 1980; A.F.R.C., 1993).

El consumo de agua se rige por los mismos principios (Siebert, 1975), debido a que también está relacionado al metabolismo energético (N.A.S., 1974). Existe un vínculo biológico claro entre la circulación de energía y de agua, no sólo a nivel celular o del animal, sino aún a nivel de ecosistema (MacFarlane & Howard, 1970). En el animal, las regiones media y laterales del hipotálamo, que determinan consumo y saciedad, parecen tener en íntima relación neuronas que regulan consumo de alimento y de agua. En otro orden, en tejidos activos, el flujo de metabolitos energéticos se realiza en medio acuoso, y en la medida en que el calor generado por o recibido en el cuerpo se incrementa, también aumenta la necesidad por un enfriamiento evaporativo; de esta manera, esta vía de flujo de energía también es acompañada en forma paralela por el agua.

Al existir una clara relación entre el metabolismo energético y el del agua, la circulación de esta última debería ser expresada en función de una potencia del peso vivo. Este exponente fue determinado por Adolph (1949), quien encontró que el valor 0.88 era válido para expresar el consumo de agua de animales homeotermos incluidos en el rango que tiene por extremos al ratón y al elefante. MacFarlane & Howard (1972), por otro lado, encontraron el mejor ajuste para el exponente 0.82. Estos investigadores trabajaron sólo con animales de desierto, por lo que parecería razonable la diferencia con el valor hallado por Adolph (1949), ya que los animales de desierto están adaptados a la escasez de agua y tienen una tasa de recambio hídrico más baja (Schmidt-Nielsen, 1979). Cuando se trata de animales domésticos solamente, es más apropiado utilizar el exponente 0.88 (Adolph, 1949). Esta relación, de carácter general, permite comparaciones entre animales de distintas especies, razas, etc., y no considera otros factores que influyen sobre el consumo de agua.

Todos los animales del planeta tienden a evitar la necesidad de cambios fisiológicos en respuesta al medio ambiente (Stritzler, 1991). Todos tienen requerimientos y nichos específicos, que incluyen una “zona de termoneutralidad” (Johnson, 1987a). Esta zona se define como el “rango de temperatura ambiente en el cual el metabolismo animal se encuentra en su mínimo y la regulación de la temperatura corporal del animal es alcanzada exclusivamente mediante procesos físicos no evaporativos (Bligh & Johnson, 1973). La zona de termoneutralidad es diferente no sólo entre especies, sino aún entre individuos, debido a que las sensaciones de frío y calor no son absolutas, sino experiencias únicas para cada individuo (Webster, 1974). De esta manera, características absolutas del medio ambiente externo al animal, son percibidas con enormes diferencias entre distintos individuos (Stritzler, 1991).

Cuando la temperatura ambiente excede el límite superior de la zona de termoneutralidad, la cantidad creciente de calor es acumulada en el cuerpo del animal, resultando en un aumento de la temperatura corporal. Cuando la temperatura del cuerpo se eleva significativamente, una serie de eventos homeotérmicos se inicia (Johnson, 1987b), incluyendo entre ellos el incremento de pérdida de calor por evaporación a través de la respiración y la piel (Finch, 1986). Es éste, la evaporación, un canal efectivo y eficiente de pérdida de calor (McLean, 1974); por ejemplo, un animal de 100 kg, con una producción de calor metabólico de $586 \text{ joules.hora}^{-1}$, puede mantener su equilibrio térmico evaporando 240 gramos de agua por hora a través de la superficie corporal (Yousef, 1987). De esta manera, al aumentar la evaporación, necesariamente aumentan los requerimientos de agua del animal, y si el agua disponible no es suficiente, podrían interferirse los mecanismos de enfriamiento evaporativo (Bianca, 1966) y deprimirse la tolerancia al calor (Stritzler, 1991). En esta situación, el animal reducirá el consumo de alimento y la producción, para contribuir a aliviar el desbalance calórico (Johnson, 1987a; Forbes, 1995).

Además de la temperatura ambiente, otros factores afectan en forma notable el consumo voluntario de agua. Todos estos factores y la interacción entre ellos, hacen que resulte sumamente difícil establecer los requerimientos mínimos de agua de un animal (N.A.S., 1974). Una complicación adicional representa el hecho de que no toda el agua requerida por el animal es provista como agua de bebida; el agua contenida en el alimento y el agua metabólica, formada a partir de la oxidación de nutrientes orgánicos, pueden representar fuentes sin importancia bajo algunas situaciones productivas, y también, como ya se dijo, adquirir gran importancia, llegando inclusive al 100% de los requerimientos del animal, bajo otras (Stritzler, 1991). De todas maneras, se tratarán aquí los factores más importantes que influyen sobre el consumo de agua, fundamentalmente de bebida, de los mamíferos. Con este objetivo, se divide a dichos factores en aquellos propios del animal y aquellos dependientes del ambiente.

5. Factores del animal que afectan el consumo de agua

5.1. Especie

Cada especie animal posee, para condiciones fisiológicas o climáticas dadas, una tasa de consumo de agua determinada, que en muchos casos varía entre especies en forma muy marcada.

En una primera división, los animales del desierto tienen una particular habilidad para vivir con bajos consumos de agua, ya que han desarrollado estrategias que les permiten vivir en un ambiente hostil, imposible para otros animales. Algunos, como el camello, varían la temperatura corporal dentro de un amplio rango, que va de los 34°C a los 41°C , acompañando la temperatura ambiente, con lo que evitan gastar agua para disipar calor corporal. Animales como el perro o la rata mueren cuando la deshidratación produce una pérdida de peso del 10% al 14%, mientras el camello (*Camelus dromedarius*) tolera una deshidratación del 25% al 30% (Hardy, 1972). Comparado con el bovino, el camello puede vivir cinco veces más tiempo sin agua. La recuperación desde una situación de deshidratación la realiza el camello en muy poco tiempo, ya que puede beber 100 litros de agua en 10 minutos. Esta tasa de consumo es equivalente a beber 17 litros de agua en el mismo tiempo para un humano de 70 kg de peso vivo (Hardy, 1972). El ejemplo extremo es, seguramente, el ya mencionado de la rata canguro (*Dipodomys spectabilis*), un pequeño roedor del desierto del Sudeste de EEUU, que no bebe agua en toda su vida (Schmidt-Nielsen, 1979; Frank, 1988) y evita el calor del día mediante hábitos de comportamiento nocturno. Durante el día permanece en la cueva, que está a una temperatura baja, y por lo tanto reduce la sobrecarga térmica y la pérdida de agua por respiración y sale de su madriguera sólo de noche. Es éste un comportamiento considerado importante y frecuente como mecanismo de adaptación al desierto (Randall *et al.*, 2002). Si la temperatura de la cueva aumenta o el animal, por alguna razón, sale de su madriguera durante el día, las pérdidas respiratorias

aumentan en la misma medida en que disminuye la capacidad del epitelio nasal para enfriar el aire. El animal apela, además, a reducir sus movimientos al mínimo posible durante el día, de manera de evitar la generación de calor, difícil de eliminar cuando la temperatura ambiental es alta (Schmidt-Nielsen, 1972; Randall *et al.*, 2002). La rata canguro excreta, además, heces prácticamente secas, debido a una muy eficiente reabsorción del agua en el tramo final del tracto digestivo, y produce una orina muy concentrada, gracias a su alta eficiencia renal (Randall *et al.*, 2002). Estos mecanismos de ahorro de agua son comunes a muchos animales, y permiten la vida de mamíferos en ambientes secos.

La Tabla 2 (N.A.S., 1974), presenta los rangos de consumo de agua para distintos animales domésticos (peso medio para la especie) bajo condiciones climáticas moderadas. Como puede verse, los rangos son sumamente amplios, dependiendo de una suma de factores; aún manteniendo fijos algunos de ellos, como la temperatura ambiente, la variación sigue siendo alta.

Tabla 2. Rangos de consumo de agua (en litros por día y por kg de materia seca consumida), de distintas especies de animales domésticos.

Especie animal	Consumo (en l/día)	Consumo (en l / kg MS consumida)
Bovino	26 – 66	2.8 – 6.6
Equino	30 – 45	2.0 – 5.0
Cerdo	11 – 19	2.0 – 4.5
Caprino	6 – 15	2.2 – 3.5
Ovino	4 – 12	2.0 – 3.5
Gallina	0.2 – 0.4	2.0 – 3.0
Pavo	0.6 – 1.2	2.0 – 3.0

Los rumiantes poseen, además, un reservorio de agua, el rumen (Church, 1993). Durante los primeros días de privación de agua, el rumiante mantiene el balance hídrico de su cuerpo mediante la absorción de agua desde el rumen. El animal no muestra signos de deshidratación mientras el rumen tenga líquido, aunque el consumo de alimento sí se reduce (Stritzler, 1991).

Las distintas especies de rumiantes tienen distintas tasas de recambio hídrico. En la Figura 2 se expresan los consumos comparados de ovinos y bovinos, estimados a partir de los valores hallados por Siebert & MacFarlane (1969) y Wright & Ashton (1978).

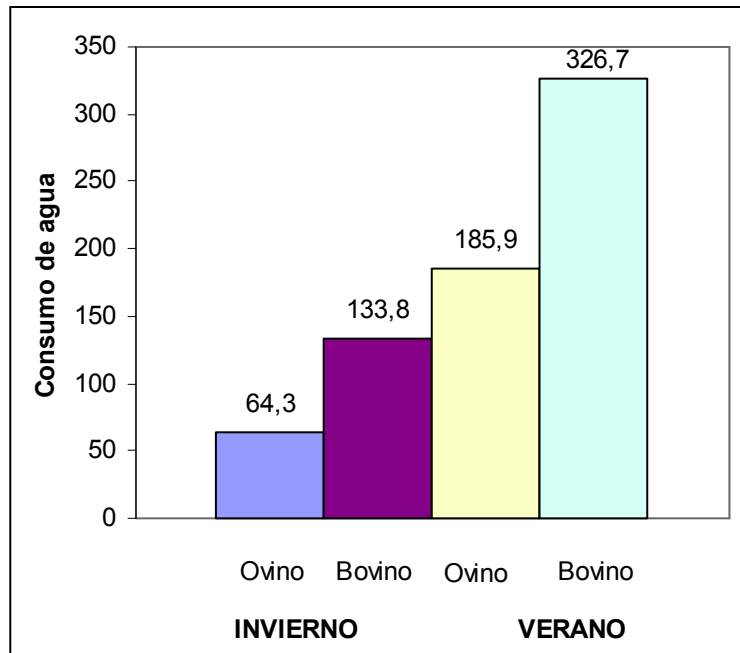


Figura 2. Consumo de agua (en ml.kg PV^{-0.88}) de ovinos y bovinos en invierno y verano.

El consumo de agua del ovino es inferior al del bovino, tanto en invierno como en verano (Fig. 2). Más aún, algunos autores ubican a ciertas razas ovinas muy cerca del camello (MacFarlane & Howard, 1970). Aparentemente, estas diferencias entre ovinos y bovinos se deberían a la mayor eficiencia de los ovinos en la reabsorción rectal de agua y en la reducción del flujo urinario (MacFarlane & Howard, 1970, N.A.S., 1974). También es importante la mayor capacidad de aislamiento de la lana respecto del pelo. Comparando ovinos y bovinos con lana y pelo del mismo largo (1 cm), la aislación térmica de la lana del ovino es 2 a 3 veces mayor que la del pelo del bovino. La diferencia se debe a los espacios de aire entre las fibras y a la densidad de fibras. El ovino, por lo tanto, con mayor número de fibras finas tiene una más efectiva aislación, provocada por la capa de aire atrapada entre ellas (Finch, 1986). La lana de la oveja, forma una barrera muy efectiva contra la transferencia de calor desde y hacia el cuerpo del animal. Si los ovinos son esquilados en verano, el consumo de agua casi se duplica (47.8 vs. 86.5 ml. kg PV^{-0.88}.día), debido al calor recibido de la radiación solar sobre el cuerpo del animal en ausencia de la aislación de la lana (MacFarlane *et al.*, 1966).

Por otro lado, tanto la transpiración como el jadeo contribuyen a la alta pérdida de calor por evaporación en el bovino (Webster, 1983), mientras que sólo el jadeo es importante en el ovino (Alexander, 1974; Hey, 1974) ya que se produce transpiración solamente en áreas muy específicas, como el escroto (Webster, 1983).

El bajo consumo de agua de los ovinos hace que sea posible, bajo condiciones climáticas moderadas, mantenerlos privados de agua por períodos relativamente prolongados (Calder *et al.*, 1964; Lynch *et al.*, 1972). Generalmente, se considera que el ganado caprino se adapta mejor a los climas áridos y tiene menores requerimientos hídricos que el ovino. En estos ambientes, donde predomina la vegetación arbustiva, los animales tienen acceso a sombra como protección durante las horas más cálidas del día. Sin embargo, en pasturas cultivadas y sin acceso a sombra, el ganado caprino consume significativamente más agua que el ovino durante el verano (McGregor, 1986), indicando que la mejor adaptación del caprino a condiciones de aridez no es cierta si no se provee sombra que le permita disminuir la temperatura corporal.

Los equinos poseen mecanismos sumamente eficientes para regular la pérdida de calor. En climas cálidos, la mayor parte se pierde por evaporación, principalmente por transpiración activa a través de la piel (Webster, 1983). Adicionalmente, los pelajes claros resultan superficies reflectivas y por lo tanto absorben menor radiación, con su consecuente efecto sobre el consumo de agua.

Una cerda madre y su cría, al ser expuestos al mismo ambiente, reaccionan de manera inversa: mientras que para la madre el ambiente puede resultar excesivamente cálido, para el cerdito es frío. Lo mismo puede ocurrir con cerdos gordos y flacos. Los flacos tienen una relación superficie: peso mayor, y pueden eliminar el exceso de calor más fácilmente que los animales gordos (Forbes, 1995). La habilidad del cerdo para disipar calor por evaporación cutánea es reducida en relación a otros animales domésticos (Ingram, 1974), ya que la transpiración activa a través de las glándulas es mínima. Con altas temperaturas el cerdo exhibe jadeo, pero tampoco esta vía es muy eficiente como mecanismo de enfriamiento corporal (Webster, 1983). Al tener deficientes sistemas de evaporación, el consumo de agua no varía demasiado con la temperatura ambiente, y el cerdo mantiene su homeotermia reduciendo la producción de calor, a través de un menor consumo de alimento (Webster, 1983).

Algo similar ocurre con las aves, que poseen escasa habilidad para regular la pérdida de calor por evaporación (Richards, 1974). Por cada grado centígrado de incremento en la temperatura ambiente, entre 25°C y 34°C, las gallinas ponedoras reducen en 1-1.5 g.día⁻¹ el consumo de materia seca. Por encima de 34°C la caída en el consumo es aún mayor (Davis *et al.*, 1973).

5.2. Raza

A los efectos de la presente revisión, se considerará a los distintos bóvidos como razas bovinas diferentes. La mayor parte de las razas bovinas utilizadas en la actualidad como animales domésticos de producción, proviene de dos orígenes: ganado europeo (*Bos taurus*) y ganado índico (*Bos indicus*). Este último está mucho mejor adaptado a climas cálidos que el primero. Está suficientemente probado que el *Bos indicus* mantiene altos niveles de consumo y de eficiencia productiva con alta temperatura ambiente (Webster, 1974). Esto se debe, en parte a su mayor habilidad en la pérdida de calor metabólico (Bavera, 2001), reduciendo así la importancia de la temperatura ambiente como factor de estrés. Esto último puede verse en la Tabla 3, en la que se muestra el efecto de la temperatura del aire como factor de estrés, expresado a través del número de respiraciones por minuto para *Bos taurus* y *Bos indicus*.

Tabla 3. Número de respiraciones por minuto en *Bos taurus* y *Bos indicus* a distintas temperaturas ambiente (Adaptado de valores presentados por Schmidt-Nielsen, 1979).

Temperatura ambiente (°C)	Respiraciones por minuto	
	<i>Bos taurus</i>	<i>Bos indicus</i>
10.5	21	22
18.0	30	22
22.0	40	28
29.0	78	35
34.0	103	44
37.0	114	50

Estas diferencias se manifiestan a través del consumo de agua de bebida. Siebert & MacFarlane (1969), compararon el consumo de agua de *Bos indicus* (Brahman), *Bos taurus* x *Bos indicus* (Santa Gertrudis), *Bos taurus* (Shorthorn) y *Bos bubalus bubalis* (Búfalo asiático o búfalo de agua) en condiciones tropicales. Los resultados están expuestos en la Figura 3:

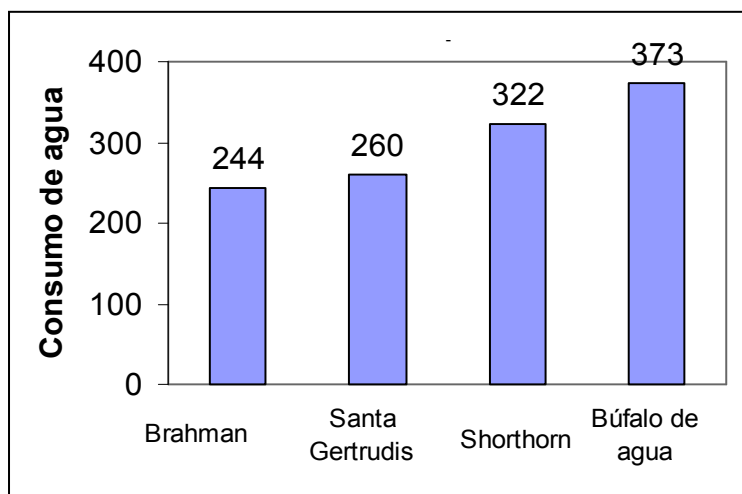


Figura 3. Consumo de agua (en ml.kg PV^{-0.88}) de distintos bovinos en condiciones tropicales.

Las diferencias son importantes y muestran un menor consumo de agua para las razas de origen indico. Las cruzas (Santa Gertrudis) tienen comportamientos intermedios, y el búfalo de agua es un animal que evolucionó y vive en ambientes tropicales húmedos, con acceso permanente a bebederos y bañaderos. La misma tendencia fue encontrada por otros autores (Colditz & Kellaway, 1972; Holmes *et al.*, 1980) y en términos generales, se asume que el ganado europeo consume un 40% más de agua que el indico (Bavera, 2001). Esta respuesta, sin embargo, no es constante, sino que depende de la temperatura ambiente. A bajas temperaturas el consumo de agua de *Bos taurus* y *Bos indicus* es similar, pero a medida que ésta aumenta, las diferencias se hacen más notables (Winchester & Morris, 1956; Stritzler, 1991; Bavera, 2001). Esto indica una mayor adaptación del *Bos indicus* a las altas temperaturas, debido a una más lenta tasa de recambio hídrico, menor contenido de humedad en heces y mayor eficiencia de los mecanismos de disipación de calor (Amakiri & Mordi, 1975; Finch, 1985; Bavera, 2001). Aparentemente, existen también diferencias entre razas ovinas. Los ovinos Border Leicester usaron más agua que los Merino, a bajas (12°C) y altas (36°C) temperaturas ambiente (Wilson, 1970) debido a una mayor pérdida de agua en heces.

El color del pelaje también es importante. MacFarlane & Howard (1972) encontraron que a una temperatura ambiente de 35°C, la temperatura superficial del pelaje oscuro es 4°C más alta que la del pelaje claro, y la eliminación de agua por transpiración fue 7% mayor en el primer caso. Finch (1986) mostró que el flujo de calor recibido por el animal fue 16% mayor en novillos de pelaje negro que en los de pelaje marrón y 58% mayor que en los de pelo blanco. Estas diferencias pueden ser importantes cuando la disponibilidad de agua es limitada, ya que los animales de pelaje oscuro aumentarían su temperatura corporal y se deshidratarían más rápidamente que los de pelaje claro. Esta misma relación entre color de la superficie animal y transferencia de calor se presenta en otras especies; Folk (1974), demostró que existen diferencias también entre ovinos de lana negra y lana blanca, y gallinas con plumaje de distinto color.

5.3. Hábitos de consumo

Claramente, existe un apetito por agua, y se asume que el animal consume tanta agua como necesita hasta cubrir sus requerimientos (Forbes, 1995). Sin embargo, el consumo de agua puede deprimirse si el agua es difícil de obtener; una leve restricción no produce efectos pero una severa puede producir efectos devastadores.

El consumo voluntario de agua está relacionado al alimento, cuantitativamente y en el tiempo (Forbes, 1995). Los no rumiantes beben antes, durante y después de cada comida, mientras que los rumiantes, con su gran capacidad para almacenar digesta con alto contenido de agua, a menudo comen sin beber y más tarde, cuando beben, lo hacen en grandes cantidades.

Barber *et al.* (1991) identificaron dos fases en el consumo de agua de cerdos en crecimiento. La primera está asociada a la alimentación y representa 89% del peso total del alimento consumido, mientras que el resto del agua bebida ocurre entre comidas y es bastante constante.

Una restricción en la alimentación del cerdo del 50% aumenta el consumo de agua. Si el alimento se suprime en lugar de restringirse, el consumo de agua aumenta 6 veces. Esto sugiere que parte de la bebida es un sustituto de la alimentación. Cerdas que habían sido alimentadas con cantidades restringidas de diferentes niveles de fibra redujeron el tiempo que pasaban bebiendo y el consumo total de agua con el aumento del contenido de fibra en la dieta (Forbes, 1995). Aparentemente, cuanto más tiempo se pasa comiendo y masticando una dieta fibrosa, menor es el deseo por la estimulación oral de la bebida.

Además, la velocidad del flujo de agua en bebederos es importante en la cantidad de agua bebida por los cerdos. (Brooks & Carpenter, 1990). Un flujo lento lleva a períodos largos de bebida, y el ganado porcino parece no desear beber más que unos pocos segundos por vez. Barber *et al.* (1989) encontraron que los cerdos comían menos materia seca si el flujo era de 175 ml.min⁻¹ que si era de 450 ml.min⁻¹; resultados similares encontraron Liebbrandt *et al.* (2001) con cerdas en lactación.

Las aves de corral beben hasta 40 veces por día, pero esta frecuencia se reduce en adultos. Aparentemente, los pollos beben más agua que la estrictamente necesaria, ya que una reducción del 25% del consumo de agua no produce efecto sobre el de materia seca (Forbes, 1995).

La frecuencia de bebida en rumiantes depende del alimento, de la humedad y temperatura ambiente y de la distribución del agua. Cuando los rumiantes de producción pastorean en pasturas verdes, pueden no beber agua, mientras que en alimentos secos, deben beber regularmente. Alimentos más salados provocan bebidas más frecuentes y otros alimentos, como el silaje, provocan comportamientos particulares. A pesar de que las vacas que consumen silaje beben muy poco, la mayor parte de las veces que beben, lo hacen mientras consumen el alimento (Forbes *et al.*, 1991) y bebiendo cantidades altas, siempre que el bebedero esté cerca de la comida. Si los animales tienen que caminar mucho para beber, pueden saltar una bebida y continuar comiendo, aunque la cantidad de materia seca consumida puede ser menor debido al aumento de la osmolalidad del contenido ruminal. Los animales van entonces a beber, pero no vuelven a comer al estar parcialmente saciados. Esto puede reducir el consumo total de materia seca (Forbes *et al.*, 1991).

La frecuencia de bebida es afectada negativamente por la humedad ambiente y positivamente por la temperatura máxima. También es mayor en potreros chicos o si hay varias bebidas (Arnold & Dudzinski, 1978). En potreros chicos, los bovinos beben de 1 a 6 veces por día, con un promedio de 4 veces (Gary *et al.*, 1970). En potreros grandes, el promedio es de 2 veces diarias, y si el agua está muy

lejos, 1 vez por día o día por medio, pero en estos casos pasan varias horas en la bebida, bebiendo varias veces.

5.4. Peso vivo

Existe una relación clara entre peso corporal y cantidad de agua consumida: A mayor peso vivo, mayor consumo de agua. Sin embargo, el consumo hídrico no es directamente proporcional al peso vivo, sino a éste elevado a la potencia 0.88 (Adolph, 1949), tal como ya fue discutido previamente. De esta manera, es posible comparar el consumo de agua de animales de distinto peso, pues para una misma condición fisiológica y climática, el consumo de agua expresado en $\text{mL.kg PV}^{-0.88}$ debería ser constante (Fig. 4), incluso para distintas especies. En la misma figura puede verse la relación entre peso vivo y consumo de agua para un bovino desde su nacimiento hasta su peso adulto. Cambiando los valores numéricos, la figura es válida para cualquier animal doméstico.

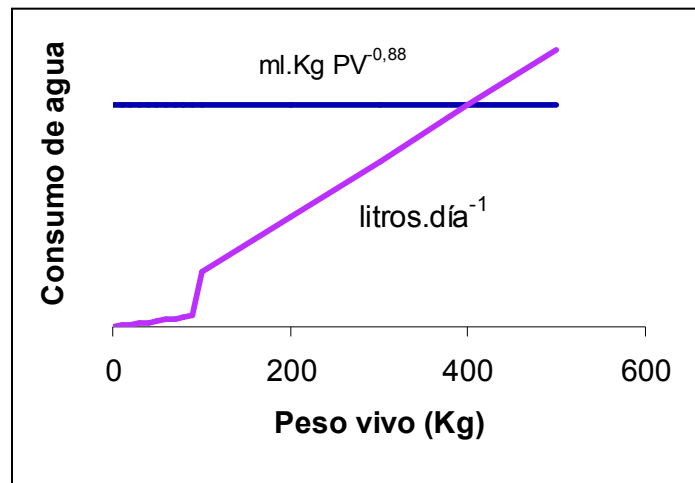


Figura 4. Consumo de agua para bovinos de distinto peso vivo.

Un caso especial lo representa el animal lactante, ya que está recibiendo un alimento con un alto porcentaje de agua (la leche), que en los bovinos es del 87.5%. Más aún, como generalmente la leche es el único alimento, al menos durante el primer período de vida, la relación consumo de agua:consumo de materia seca está preestablecida. Aún cuando en animales lactantes el agua de bebida no es necesaria, si está presente, el animal bebe, y este comportamiento parece tener un efecto positivo de largo plazo, en la reducción de estrés crónico en engordes a corral (Gottardo *et al.*, 2002). A medida que el animal crece, comienza a incorporar de manera creciente alimentos sólidos que complementan la dieta basada en leche. Este proceso lleva a una caída de la relación consumo de agua: consumo de materia seca, que en terneros pasa de 7:1 durante la etapa de lactante a 3:1 en el destete. A partir de este momento, el consumo de agua de bebida crece a una tasa muy alta durante 4 - 5 semanas, comportándose como un adulto desde este momento (Stritzler, 1991; Fig. 4).

5.5. Producción de leche

La producción de leche incrementa el consumo de agua de bebida (N.R.C., 2001). Suponiendo que la leche posee 13% de materia seca, el 87% restante es agua; por lo tanto, y sin tener en cuenta otros factores, por cada litro de leche producido, la vaca debe consumir 870 ml adicionales de agua. Aún ligeras restricciones en el consumo de agua producen caídas en la producción de vacas lecheras.

Partiendo de estos supuestos, pueden calcularse los litros de agua adicionales que consumirá un rodeo de vacas lecheras, a partir del promedio de leche producida por animal. En la Figura 5 (Ecuación 1) se expresa esta relación:

Ecuación 1:
$$y = a + 0.87 x$$

donde:

y = consumo de agua en litros por día

a = consumo de agua en litros por día del animal que no produce leche

x = litros de leche producidos por vaca por día

Sin embargo, la lactación estimula el consumo de agua en más que el volumen de agua contenido en la leche (Forbes, 1995), debido a que la producción de calor y el consumo voluntario de alimento son mayores en la vaca en lactación. La vaca lechera de alta producción produce más calor que cualquier otra categoría de bovinos, y consume 35-50% más materia seca que vacas secas del mismo peso y con el mismo alimento (Webster, 1976; A.F.R.C., 1993). Considerando esto, A.R.C. (1980) propuso otra ecuación, que en la Figura 5 aparece como ecuación 2:

Ecuación 2
$$y = 2.15 c + 0.73 x + 12.3$$

donde:

y = consumo de agua en litros por día

c = consumo de materia seca en kg por día

x = litros de leche producidos por vaca por día

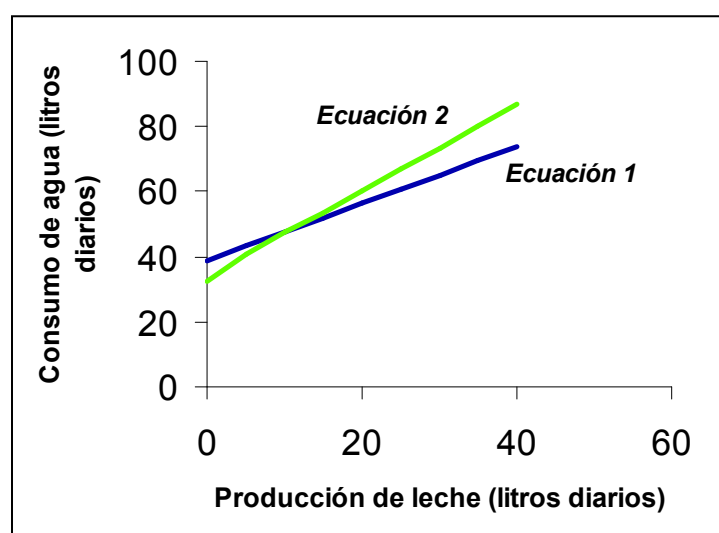


Figura 5. Consumo de agua en vacas lecheras.

Los valores obtenidos tanto a través de la ecuación 1, como de la ecuación 2 son válidos para animales sometidos a condiciones climáticas moderadas (temperaturas inferiores a 25°C). A medida que aumenta la temperatura ambiente, aumentan los requerimientos de agua (N.R.C., 2001).

Otros autores plantearon ecuaciones más complejas. A medida que se incorporan factores que afectan el consumo de agua, aumenta también la precisión de la predicción. Meyer *et al.* (2004) estimaron el consumo de agua considerando, además de los litros de leche producidos, la temperatura ambiente, el consumo diario de sodio y el peso vivo.

Ninguna de estas ecuaciones, sin embargo puede ser aplicada para estimar el consumo de agua de vacas de cría en lactación. Para animales productores de carne, Winchester & Morris (1956) sugirieron que debe calcularse un adicional de 2 litros de agua por cada litro de leche producido.

La producción de leche también afecta el consumo de agua en otras especies. Las cerdas lactantes tienen mayores requerimientos por agua (Forbes, 1995), y la calidad del agua tiene un efecto importante sobre el consumo hídrico y la producción de leche (Fraser *et al.*, 1990).

5.6. Preñez

La preñez incrementa el consumo de agua. Los tejidos fetales y los fluidos embrionarios asociados incrementan el contenido total de agua corporal de las hembras gestantes, especialmente durante las últimas etapas de la gestación. La síntesis, circulación y lisis de hormonas son, en la hembra gestante, muy intensas; dado que estos procesos se realizan en medio acuoso, estos animales tienen mayores demandas fisiológicas, que determinan un consumo adicional de agua (Roubicek, 1972; Stritzler, 1991).

En la Figura 6 se expresan los requerimientos hídricos de ovejas preñadas, de acuerdo a información recopilada por Stritzler (1991). Esta figura muestra que el consumo de agua puede incrementarse en más del 100% debido a la preñez. Este aumento en el consumo es mayor en ovejas que gestan dos corderos que en aquellas con un solo feto, y aumenta, además, a medida que avanza la gestación.

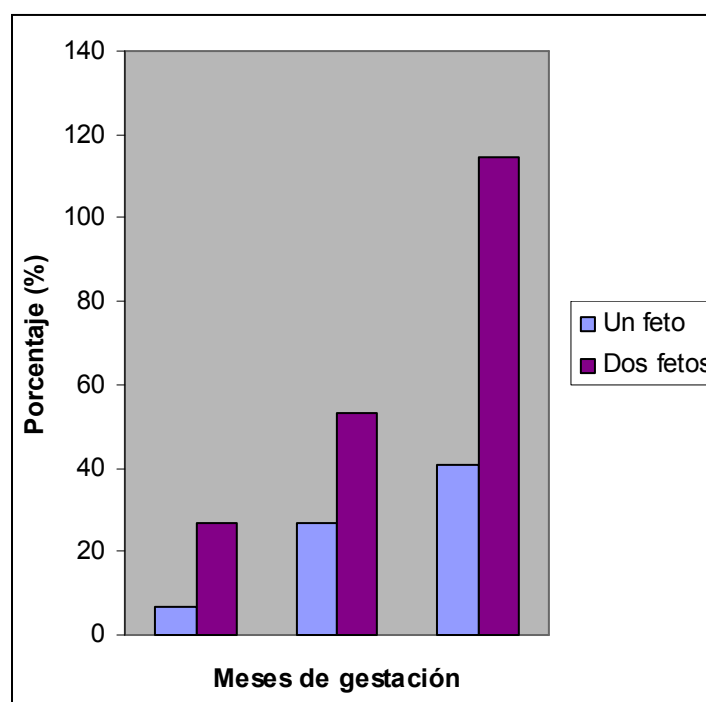


Figura 6. Efecto de la preñez sobre el consumo de agua en ovejas (Incremento del consumo de la oveja vacía).

No existe información equivalente para vacas preñadas. Roubicek (1972) encontró que las vaquillonas beben un 50% menos de agua el día del estro que en cualquiera de los restantes días del ciclo estral, pero no se conocen las razones que provocan esta disminución en el consumo. Winchester & Morris (1956) propusieron que debería calcularse que vacas preñadas en los últimos 3 meses de gestación consumen un adicional de 73% de agua. Sin embargo, parecería más correcto suponer que el consumo de agua se incrementa día a día, de concepción a parto, con aumentos más marcados en el último tercio de la gestación.

Existe escasa información respecto de otras especies, pero parece razonable asumir que la preñez afecta de manera similar al menos a todos los mamíferos. En relación a esto, Roubicek (1972) menciona que las cerdas en gestación aumentan en 50% su consumo de agua antes del parto.

6. Factores del ambiente que afectan el consumo de agua

6.1. Consumo de materia seca

El consumo de materia seca y de agua están íntimamente relacionados (Forbes, 1995), entre otras razones, como se ha dicho en párrafos anteriores, debido a que los centros de control de consumo de ambos se encuentran situados próximos en el hipotálamo (Roubicek, 1972). Distintos autores han encontrado altas correlaciones entre ambos (Stritzler, 1991) y han establecido la relación entre litros de agua consumida y kg de materia seca consumida en un punto: 2.15 (Little & Shaw, 1978); 3.90 (A.R.C., 1980) o como rango: 2.79 - 5.45 (Castle & Thomas, 1975); 3.70 - 9.00 (Winchester & Morris, 1956). Otros autores han relacionado el consumo total de agua (libre + agua en alimento) con el consumo de materia seca o de energía digestible (Silankove, 1989) en ovinos y caprinos. Si bien estas relaciones propuestas son válidas para las condiciones en que se realizaron los ensayos, es

riesgoso utilizarlas en otra situación. Esto se debe a que el consumo de materia seca es sólo uno de los factores que afectan el consumo voluntario de agua, y por lo tanto, al variar las otras condiciones, cambia también dicha relación. Ésta, sin embargo, existe, y una restricción en el consumo de agua produce una reducción en el consumo de materia seca (A.F.R.C., 1993; Fluharty *et al.*, 1996), por lo tanto, cualquier factor que afecte el consumo de agua puede reducir el consumo de alimento. La falta de agua o la reducción en su consumo reduce drásticamente el consumo de alimento en bovinos (Little *et al.*, 1976; Forbes, 1995; Mader & Davis, 2004), llegando a valores inferiores al 30% del consumo normal de materia seca al segundo día sin agua, y a menos del 7% al cuarto día de privación de agua (Weeth *et al.*, 1967). En ovinos, este efecto está más atenuado, dado que posee mecanismos de reducción de la excreción más eficientes (Cole, 1995; Forbes, 1995). Squires & Wilson (1971) realizaron un experimento con ovejas en el cual agua y alimento fueron separados por grandes distancias. A medida que aumentó la distancia, desde 1.6 km hasta 5.6 km, disminuyó el consumo de agua, y el consumo de alimento cayó desde 70 a 45 g.kg PV^{-0.75}. Bohra & Ghosh (1977) restringieron el consumo de agua de ovejas en pastoreo al 50% del consumo *ad libitum*, y compararon el consumo y la digestibilidad de la pastura con el control. La restricción en el consumo de agua provocó una disminución en las pérdidas de agua por heces y orina, y una drástica caída del consumo de materia seca. La digestibilidad, sin embargo, no fue afectada, probablemente debido a que durante la restricción de agua la tasa de pasaje del alimento por el tracto digestivo se reduce y por lo tanto, el forraje permanece más tiempo en el rumen (Van Soest, 1994), aumentando las posibilidades de ser atacado por la población microbiana.

En otras especies la relación es similar. Kellerup *et al.* (1965) demostraron que al reducir el consumo de agua de pollos desde *ad libitum* a 50%, el consumo diario de alimento cayó desde 111 a 75 g.día⁻¹. En términos generales, al estar estrechamente vinculados, un aumento en el consumo de alimento produce un concomitante aumento en el consumo de agua (Van Kampen, 1983), y se sugiere que la relación de consumo agua: consumo de alimento en aves es indicativa de la utilización del alimento (Bailey, 1990).

En cerdos, también el consumo de agua está relacionado al consumo de alimentos sólidos y el incremento en el consumo de agua con la lactación también se debe al aumento en el consumo voluntario de materia seca (Fraser *et al.*, 1990).

6.2. Calidad de la dieta

La orina, que es una de las principales vías de pérdida de agua del animal, contiene los productos metabólicos solubles que deben ser eliminados del cuerpo. De ellos, los metabolitos nitrogenados son los más importantes (Church, 1993), siendo también vía de eliminación de azufre, cloro, potasio, sodio y fósforo.

La hormona vasopresina (hormona antidiurética) controla el volumen urinario y bajo condiciones de escasez de agua el animal puede concentrar la orina en cierta medida, reduciendo así sus requerimientos de agua (N.A.S., 1974). La concentración de productos finales del metabolismo, sin embargo, sólo puede variar dentro de ciertos límites, y si un animal consume dietas ricas en sal o en proteína, necesariamente el volumen urinario debe ser mayor para poder eliminar el exceso de sal o los productos finales del metabolismo proteico y por lo tanto, el consumo de agua también debe aumentar. El alto nivel proteico de la dieta estimula el consumo de agua en bovinos (Stritzler, 1991), ovinos (Bass, 1982), aves (Bailey, 1990) y cerdos (Brooks & Carpenter, 1990; Shaw *et al.*, 2006). Bass (1982) encontró que el contenido en proteína fue el factor de la ración de mayor correlación con el consumo de agua. En cerdos, no sólo la cantidad sino también el valor biológico de la proteína es importante (Brooks & Carpenter, 1990), debido a que cuanto más se desvíe la proteína de la dieta de la que el animal sintetiza, mayor será el número de aminoácidos que no se utilizará, y mayor la cantidad

de N que deberá excretarse. Un aumento del 4% en la proteína de la dieta aumentó, en cerdos, el consumo de agua en 35% (Wahlstrom *et al.*, 1970).

El consumo creciente de sales aumenta la demanda por agua en todos los animales domésticos (Forbes, 1995). McMeniman & Pepper (1982) encontraron que la suplementación de la dieta de ovejas con fósforo aumentaba el consumo de agua. El mismo efecto fue obtenido al suplementar con melaza. Seynaeve *et al.* (1996), trabajando con cerdas lactantes, demostraron que una dieta baja en sales redujo el consumo de agua, por reducción del volumen urinario.

Springell (1968) sugirió que el alto consumo de forraje de buena calidad resulta en una mayor tasa de metabolismo y por lo tanto en un mayor requerimiento de agua para metabolismo intermediario y termorregulación. Por el contrario, Finch (1986) propuso que si bien los forrajes fibrosos de baja calidad, reducen el consumo voluntario y la tasa de metabolismo energético y de agua, el incremento calórico originado por la alimentación con estos forrajes puede incrementar la temperatura y la demanda de agua para termorregulación. En el mismo sentido, Forbes (1995) sugirió que la utilización de concentrados puede ayudar a aliviar el estrés por calor, dado que el incremento calórico de la alimentación de éstos es menor que la de forrajes.

6.3. Humedad de la dieta

Uno de los grandes componentes del consumo total de agua es el agua contenida en el alimento; junto con el agua de bebida o agua de consumo voluntario, suman el total de agua consumida por el animal.

Animales que consumen dietas con alto porcentaje de humedad o, dicho de otra manera, bajo porcentaje de materia seca, pueden vivir por largos periodos sin beber agua. MacFarlane & Howard (1970) encontraron que ovejas Merino secas no requieren agua de bebida durante el invierno si el forraje tiene 30-50% de agua. En las mismas condiciones, el ganado bovino no tolera la ausencia de agua de bebida. Cairnie & Castro (1984) demostraron que la ganancia de peso de novillos pastoreando triticale no fue afectada por la privación de agua durante 35 días cuando el porcentaje de materia seca del verdeo fue 17.8%, pero fue fuertemente afectada (0.48 kg versus 0.92 kg de aumento de peso por día para tratamientos sin y con agua respectivamente) cuando los animales pastorearon durante 29 días el mismo verdeo pero con 25.5% de materia seca. Con 28.6% de materia seca, los novillos sin agua perdieron peso (0.46 kg. día⁻¹) mientras que en el tratamiento con agua aumentaron 1.0 kg/día durante 21 días de ensayo.

Como consecuencia de la relación entre consumo de agua de bebida y consumo de agua asociada al alimento, varios autores han encontrado que el consumo de agua de bebida está positivamente correlacionado con el porcentaje de materia seca del forraje (Castle & Thomas, 1975; A.R.C., 1980; Sekine & Asahida, 1987), dado que a medida que disminuye el porcentaje de materia seca de la dieta, aumenta el porcentaje de agua que el animal consume de dicha fuente y disminuye el de agua de bebida (Fig. 7). Esta relación sin embargo, parece no ser cierta cuando el alimento es muy rico en humedad (alimentos succulentos) (Paquay *et al.*, 1970). En estos casos el consumo total de agua puede a menudo estar en exceso de los requerimientos (A.F.R.C., 1993) (Fig. 7). Este efecto puede explicarse, al menos parcialmente, por el incremento en agua perdida por heces (Forbes, 1995), pero también por la mayor tasa de metabolismo, por un incremento en las pérdidas por vía respiratoria y por la necesidad de excretar más productos de desecho en la orina (A.R.C., 1980).

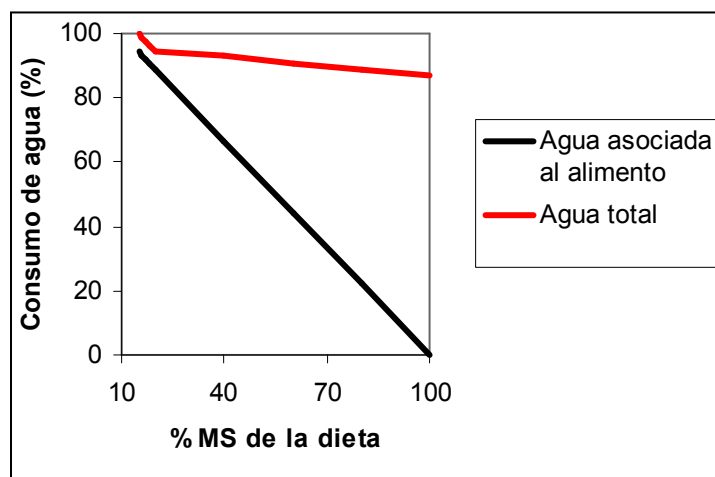


Figura 7. Porcentaje de materia seca y consumo de agua total y asociada al alimento.

6.4. Calidad del agua de bebida

Resulta imposible encontrar agua de bebida químicamente pura. Cuando llueve o nieva, el agua prácticamente no contiene sales, pero al moverse sobre el suelo o las piedras o infiltrarse, comienza a disolver los constituyentes más solubles del suelo. La cantidad y tipo de sales disueltas dependen principalmente de la naturaleza del material con el cual el agua está en contacto, y del tiempo en que está en contacto. A la inclusión de sales, deben sumarse, sobre todo en áreas densamente pobladas, la contaminación del agua por desagües cloacales (Juge, 1975) y por desagües industriales (Carrique, 1975). Mientras que existe una legislación muy precisa para valorar la potabilidad del agua para consumo humano, no existen más que recomendaciones en lo que respecta al uso zootécnico.

No es, de todas maneras, el objetivo de este trabajo considerar el efecto de los distintos componentes disueltos en el agua de bebida sobre la respuesta productiva de los animales domésticos, sino simplemente considerar su efecto sobre el consumo voluntario de agua. Dada la estrecha relación existente entre consumo de agua y de alimento, ya discutida, debe considerarse en primer término el caso extremo en el que los animales se nieguen a consumir el agua de bebida, ya sea por contaminación biológica o por exceso de sales. En este caso, el efecto será muy claro y a corto plazo ya que a los pocos días los animales no consumirán tampoco alimentos.

Existen, sin embargo, muchas situaciones en que el consumo de agua varía, aumentando o disminuyendo, debido a la presencia de sales disueltas en ella. Trabajando con novillos Aberdeen Angus, Sager (1997) encontró que el rango de concentración de sales totales ideal para optimizar el consumo de agua y materia seca se ubica entre 2.5 y 3.5 g / l de agua. En líneas generales, cuando el consumo de agua aumenta respecto de un control, debido a las sales disueltas, poco o ningún efecto ejerce sobre la respuesta productiva del animal. Por el contrario, cuando por efecto de las sales disminuye el consumo de agua, también disminuye el de alimento y por lo tanto, se ven afectados los parámetros productivos (Stritzler, 1991). Sager & Casagrande (1998) midieron el consumo de agua y materia seca de dos forrajes de digestibilidad contrastante cuando los animales bebían agua con moderados (1.75 g / l) o altos (5.9 g / l) contenidos de sales totales y hallaron que en forrajes de bajo valor nutritivo, si el contenido de sales era alto, ambos consumos aumentaban y además aumentaba significativamente la digestibilidad del forraje, pero esto no sucedía con forrajes de alto valor nutritivo.

Altos niveles de sulfatos producen rechazo del agua por parte de los animales (Ballantyne, 1957). En condiciones de verano en la Región Pampeana Semiárida, Stritzler & Saluzzi (1983) encontraron que aguas con 3.5 g / l de sulfatos (como sulfato de sodio) redujeron el consumo de agua (16%) y de alimento (10%) de novillos Aberdeen Angus, mientras que aguas con 2.5 ó 1.5 g / l de sulfatos por litro no mostraron diferencias significativas en el consumo de agua o alimento con respecto al testigo con agua de lluvia. Los resultados son coincidentes con los de Digesti & Weeth (1973), quienes trabajando en condiciones similares tampoco encontraron diferencias en consumo de agua y alimento entre testigo y aguas con 2.5 g / l de sulfatos. Harper *et al.* (1997) confirmaron estos resultados, trabajando con novillos que bebían aguas conteniendo sulfatos de sodio, calcio y magnesio. Recientemente, Grout *et al.* (2006) estudiaron el efecto diferencial de los sulfatos de sodio y magnesio sobre el consumo de agua de bovinos. Encontraron que es más perjudicial el $MgSO_4$, dado que el consumo diario de agua (y por lo tanto de alimento) decreció linealmente a medida que aumentó la concentración de sulfato de magnesio, mientras que para el sulfato de sodio no encontraron un efecto tan claro. Finalmente, concluyeron que, en general, los bovinos para producción de carne reducen el consumo de agua cuando las concentraciones de sulfatos superan los 4 g / l, aún con acostumbramiento previo, coincidiendo con Loneragan *et al.*, (2001) y Casagrande & Sager (2000a,b). Asimismo, Grout *et al.* (2006) demostraron que concentraciones altas de sulfatos en agua de bebida tienen efectos negativos tanto sobre las características de la res de novillos engordados a corral como sobre su respuesta productiva (Casagrande & Sager, 2000a). En cerdos, tanto los sulfatos de sodio como de magnesio son perjudiciales, especialmente en el cerdo recién destetado, por ser una categoría altamente susceptible a la aparición de diarreas agudas (Fraser *et al.*, 1990).

Weeth & Hunter (1971) suministraron agua con 4.1 g / l NaCl ó 5.0 g / l Na_2SO_4 a vaquillonas Hereford. El consumo de agua fue incrementado en 19% por el tratamiento con cloruro de sodio y reducido en 35% por la presencia de sulfatos. El consumo de alimentos no fue afectado por el tratamiento con NaCl pero fue reducido en 30% por el agua con sulfato de sodio. Igualmente, Peirce (1963) encontró un aumento del 150% en la cantidad de agua consumida al agregar 13 g de NaCl a un litro de agua de lluvia, y del 60-120% al agregar distintas concentraciones de carbonato y bicarbonato de sodio. Weeth *et al.* (1968) encontraron resultados similares, e indicaron que 20 g / l fueron definitivamente tóxicos.

Con niveles de NaCl más bajos, los rumiantes inclusive prefieren aguas con cloruro de sodio a aguas sin sal (Bell & Sly, 1983), especialmente durante ciertas etapas del ciclo de vida (Michell, 1978).

Los mayores niveles de consumo de agua generalmente encontrados por varios autores (Weeth & Haverland, 1961; Weeth & Lesperance, 1965; Weeth *et al.*, 1968; Hamilton & Webster, 1987) están asociados a mayores tasas de pasaje del agua por el cuerpo del animal (MacFarlane *et al.*, 1967; Jones *et al.*, 1970), aumentos notables del volumen urinario excretado y de la concentración de sodio y disminución de la de potasio (Potter, 1963).

Poca información existe respecto de aguas con otros minerales o con mezclas de los anteriores. Casagrande & Sager (2000b) encontraron, en bovinos de origen británico, que el consumo de aguas con cloruros no se diferenció de una mezcla de sulfatos y cloruros por partes iguales, cuando el agua de bebida tenía una salinidad promedio de 4 g / l de sales totales, pero sí de aguas con sulfatos para esa misma salinidad. Saul & Flinn (1985) encontraron que distintas combinaciones de cloruro y sulfato de sodio no afectaron el consumo cuando se las incluyó en dosis de hasta 9 g / l, pero 0.65 g / l de magnesio (como cloruro de magnesio), redujeron el consumo de agua en 15%, mientras que McMeniman & Pepper (1982) observaron mayores consumos de agua al agregar fósforo en la ración de ovejas. Wright *et al.* (1978) observaron que la adición de cantidades bajas de sulfato de zinc en la dieta redujo el consumo de agua a cero por un día, pero fue compensado por un aumento en el consumo el día siguiente.

Embry *et al.* (1959) trabajaron con cerdos en crecimiento, a los que ofrecieron aguas sin sales o con 2.1 g/l, 4.2 g/l ó 6.3 g/l de sulfatos y cloruros de magnesio y sodio, y encontraron que a medida que aumentaba el nivel de sales, también se incrementaba el consumo voluntario de agua.

Anderson & Stothers (1978), trabajando con cerdos de 3 y 4 semanas de edad (peso inicial 4-6 kg) encontraron que aguas con 6.0 g/l de sales (principalmente sulfatos y cloruros de sodio, calcio y magnesio) produjeron mayor consumo de agua; la diferencia con el control fue de aproximadamente 10%, pero durante la primera semana de tratamiento la diferencia en consumo de agua fue mucho más alta, de alrededor de 50%. Patterson *et al.* (1979) probaron, en cerdas en gestación y lactancia y en cerditos destetados, distintos niveles de sulfato de sodio y magnesio. No encontraron diferencias entre tratamientos en consumo de agua durante la gestación, pero sí en las cerdas en lactación: a mayor contenido de sales, mayor consumo. El consumo de agua de los cerdos destetados fue un 30-50% mayor en los tratamientos con sales que el testigo.

También en aves el contenido de sales disueltas tiene influencia sobre el consumo de agua. Concentraciones moderadas de cloruro de sodio o potasio producen aumentos en el consumo voluntario de agua (Forbes, 1995); de acuerdo a lo encontrado por Krista *et al.* (1961), estos niveles estarían alrededor de los 4.0 g/l de agua.

6.5. Temperatura del agua de bebida

Winchester & Morris (1956) encontraron que, cuando la temperatura ambiente es alta, el consumo de agua de bovinos, por unidad de materia seca ingerida, es mayor si el agua está a temperatura ambiente que si está más fría. Degen & Young (1984) y Stermer *et al.* (1986) demostraron que el enfriamiento del agua redujo la temperatura corporal y la mantuvo reducida por más tiempo que el agua a temperatura ambiente; el enfriamiento del agua de bebida también redujo el número de respiraciones por minuto, la temperatura de la piel y la temperatura rectal (Purwanto *et al.*, 1996); el efecto sobre estos parámetros indicadores de estrés térmico son, sin embargo, temporarios y no van más allá de las 2 horas (Stermer *et al.*, 1986). Contrariamente, en cerdos, las temperaturas ambientes altas estimulan el consumo de agua si ésta está fría (Forbes, 1995).

Con bajas temperaturas ambientales, la temperatura del agua no influye sobre la cantidad de agua consumida (Bailey *et al.*, 1962), sin embargo, si hace frío los cerdos beben más cuando el agua está más caliente que el ambiente.

6.6. Temperatura ambiente

La temperatura ambiente es uno de los factores que mayor influencia ejerce sobre el consumo voluntario de agua. McMeniman & Pepper (1982) encontraron que el 50% de la variación en el consumo de agua de bebida de ovejas en pastoreo podía ser explicado por cambios en la temperatura máxima ambiental, cuando ésta variaba entre 18°C y 37°C. Winchester & Morris (1956) demostraron que a partir de los 5°C la relación entre temperatura ambiente y consumo de agua de bovinos de origen europeo es de tipo exponencial (Fig. 8); por debajo de 5°C el consumo de agua, para un consumo de forraje dado, se mantiene relativamente constante.

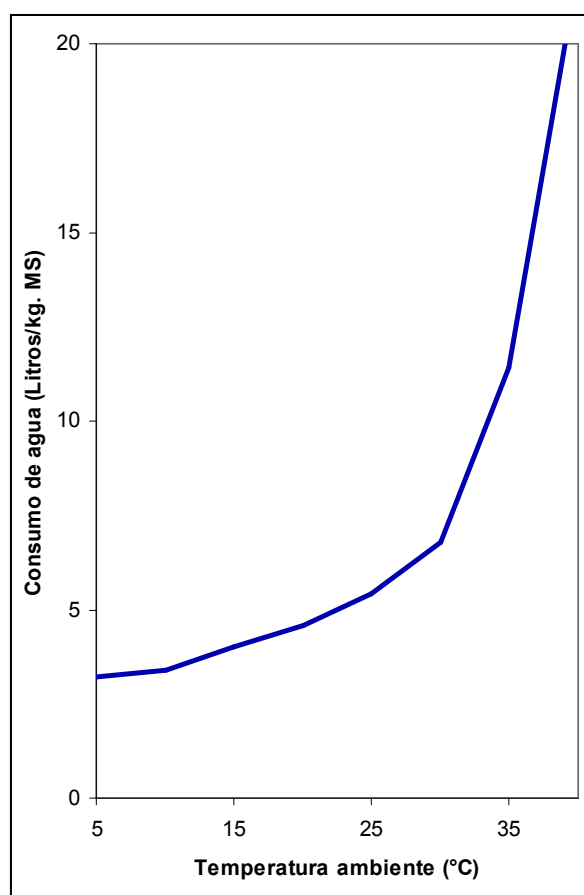


Figura 8. Consumo de agua y temperatura ambiente, para *Bos taurus*.

Forbes (1995) sugiere, sin embargo, que la relación positiva entre temperatura ambiente y consumo de agua comienza a los 0°C y que por debajo del punto de congelamiento, el consumo de agua de bovinos y también ovinos se incrementa, debido al aumento en la producción de calor y es por lo tanto, más alto que el consumo a temperaturas bajas pero superiores a 0°C.

Generalmente se considera que la temperatura ambiente y el consumo de materia seca son los factores más importantes en el consumo de agua (Stritzler, 1991); la mayor parte de los trabajos realizados coinciden en lo mismo; aquellos que no encontraron relación entre consumo de agua y temperatura ambiente trabajaron con temperaturas bajas o moderadas (Castle & Thomas, 1975; Hohenboken & Kistner, 1976; Little & Shaw, 1978).

Con altas temperaturas se produce un doble efecto, aumentando el consumo de agua y disminuyendo el de alimento; en ciertos casos el consumo de energía metabolizable cae a niveles tales que no es suficiente para cubrir los gastos energéticos derivados del mantenimiento y del aumento en las acciones de disipación del calor (Johnson, 1987b).

El aumento en el consumo de agua se debe principalmente a la necesidad del animal de disipar el calor recibido del medio ambiente; la evaporación es la principal vía de eliminación del calor (McLean, 1974) y de allí la relación entre temperatura ambiente y consumo de agua. Si los animales no disponen de suficiente agua, no pueden reponer las pérdidas evaporativas, esto hace que no puedan eliminar todo el calor recibido (Bianca, 1966) y para reducir la carga calórica, reducen el consumo de alimento y, por lo tanto, la performance animal.

En la Tabla 4, tomado de un trabajo de Winugroho *et al.* (1987), pueden verse las relaciones discutidas anteriormente. Los valores expuestos, coincidentes con los obtenidos por otros autores (Holmes *et al.*, 1980; Robinson *et al.*, 1986), muestran que sólo el agua de bebida aumenta con la temperatura ambiente, mientras que el agua incluida en el alimento y el agua metabólica se mantienen constantes. Las pérdidas por heces se reducen, las de orina aumentan moderadamente, pero se produce un aumento explosivo en las pérdidas por evaporación, coincidiendo con el aumento en el número de respiraciones por unidad de tiempo (jadeo), que es la principal vía de pérdida evaporativa en ovinos.

Tabla 4: Efecto de la temperatura ambiente sobre la dinámica del agua en ovejas.

	Temperatura ambiente (°C)		
	0	20	40
CONSUMO DE AGUA (litros/día)			
de bebida	2.62	4.81	7.28
del alimento	0.14	0.14	0.14
metabólica	0.25	0.25	0.25
AGUA EXCRETADA (litros/día)			
por heces	0.17	0.12	0.09
por orina	2.00	2.97	3.68
por evaporación	0.83	2.06	3.85
respiraciones por minuto	15.2	29.7	116.1

El aumento en la temperatura ambiente afecta, además, los hábitos de consumo de agua. Winchester & Morris (1956) observaron que con temperaturas por debajo de 27°C, el ganado bovino tiende a beber antes del mediodía y al caer la tarde, mientras que beben poco durante la noche, temprano en la mañana y después del mediodía; por encima de 32°C, los períodos en que los animales no consumen agua tienden a acortarse a 2 horas o menos aún entre dos bebidas sucesivas.

El resto de los animales domésticos se comporta de manera similar a lo discutido para bovinos y ovinos: a mayor temperatura, mayor consumo de agua. Sykes (1977), por ejemplo, encontró que el consumo de agua de pollos con temperaturas ambientales por debajo de 25°C fue de 198 g/día y que por encima de esta temperatura, el consumo se incrementó en alrededor de 10 g de agua por cada grado centígrado de aumento. En cerdos, hay un aumento en la relación consumo de agua a consumo de materia seca, entre 20° C y 30° C, de 2.7 a 4.3 kg. kg⁻¹ (Close *et al.*, 1971). Por encima de los 25°C, se debe más a un menor consumo de materia seca que a un aumento en el consumo de agua (Brooks & Carpenter, 1990).

6.7. Velocidad del viento

Existe muy poca información sobre el efecto de este factor sobre el consumo de agua, probablemente debido a que la velocidad del viento puede variar muchas veces, incluso dentro del mismo día, y por lo tanto es muy difícil medir su efecto a campo. Webster (1974) concluye que cuando la temperatura se encuentra por debajo de la temperatura de la piel del animal, el viento tiene

un efecto de enfriamiento, y cuando está por encima, el viento contribuye al estrés por calor. Interpretar este concepto en términos de consumo de agua resulta difícil. Winchester & Morris (1956) encontraron que velocidades del viento de hasta 14.5 km/h no influyen sobre el consumo de agua de los rumiantes, mientras que otros autores (A.R.C., 1980) hallaron que aumentando la velocidad del viento hasta valores extremadamente altos sólo resultó en un consumo de agua levemente inferior cuando vacas de razas europeas fueron mantenidas a temperaturas ambientes entre 10°C y 27°C y no encontraron efecto alguno cuando la temperatura ambiente fue de 35°C.

6.8. Humedad ambiente

La eficiencia de la pérdida evaporativa de calor depende del grado de presión de vapor entre las superficies evaporativas del animal (piel y membranas mucosas del tracto respiratorio) y el aire en contacto con ellas (Webster, 1974). La humedad relativa ambiente controla, por lo tanto, la pérdida de calor por evaporación (Folk, 1974) y es el principal factor de estrés por calor en climas cálidos húmedos (Finch, 1986).

Cuando la temperatura es moderada (menor a 24°C), diferencias en humedad relativa tienen poco efecto sobre el consumo de agua. Con temperaturas por encima de 24°C, la frecuencia de consumo es mayor, pero el consumo total de agua es menor con alta humedad que con bajos porcentajes de humedad ambiente; esto parece deberse en parte a un menor consumo de alimento y en parte a una menor vaporización a altos niveles de humedad relativa ambiente (Winchester & Morris, 1956; A.R.C., 1980).

6.9. Sombra

Tanto los bovinos como los ovinos buscan sombra durante las horas de mayor calor en verano. La falta de sombra puede afectar la performance productiva de los animales: Morgan *et al.* (1972) encontraron valores reducidos en la performance reproductiva de ovejas cuando no se les dio acceso a sombra, y Mitlohner *et al.* (2001), trabajando con vaquillonas en engorde a corral, encontraron que la provisión de sombra produjo un aumento en el consumo de materia seca y la ganancia diaria de peso; los animales con sombra alcanzaron el peso de faena 20 días antes que los que carecían de sombra.

Hoffman & Self (1972) estudiaron el efecto de la sombra sobre el consumo de agua en novillos Hereford y Aberdeen Angus y encontraron los resultados que se muestran en la Tabla 5. Los valores obtenidos muestran que el consumo de agua es distinto en invierno y en verano. Dentro de cada estación, el efecto de la sombra sobre el consumo de agua no fue significativo en invierno pero sí en verano, cuando los novillos sin sombra bebieron 2.6 litros/día más que los provistos de sombra.

Tabla 5. Efecto de la sombra y la estación del año sobre el consumo de agua (en litros.día⁻¹) de novillos Aberdeen Angus y Hereford.

	Verano		Invierno	
	Sombra	Sin sombra	Sombra	Sin sombra
Consumo de agua	30.0	32.6	19.2	18.8

El efecto de la sombra, sin embargo, no es igual para todos los animales. Johnson (1987a) demostró, trabajando con ovinos, que mientras algunos animales buscan sombra, otros (siempre los mismos) permanecen al sol. Probablemente estos últimos tengan mecanismos termorregulatorios más eficientes o toleren temperaturas corporales más altas que aquellos que deben refugiarse en la sombra.

Por otra parte, la sombra sobre el agua de bebida provoca la combinación de al menos dos factores simultáneamente, ya que por un lado, disminuye la temperatura del agua y por el otro, disminuye la velocidad de evaporación del agua de la bebida (Webster & Day, 1993) y por lo tanto disminuye también la velocidad con que puede aumentar la concentración de sales.

7. Conclusiones

Vivimos en el “planeta del agua” (Randall *et al.*, 2002). Sin embargo, 97% del total es agua de mar, y 2.2% se encuentra congelada en glaciares o los polos, dejando sólo 0.8% disponible en superficie o subsuelo (Fraser *et al.*, 1990). Sólo una muy pequeña parte de esta última es utilizada por los animales, pero sin su existencia, tampoco la vida tal como la conocemos podría existir. Sin embargo, se dice que el agua es el “nutriente olvidado” (Brooks & Carpenter, 1990), debido a que ha recibido menos atención que cualquier otro nutriente.

Todos los animales tienen un requerimiento específico por agua, y se asume habitualmente que el animal consume tanto agua como necesita para cubrir sus requerimientos (Forbes, 1995). El agua requerida es aportada por aquella que el animal consume voluntariamente, aquella presente en el alimento y el agua formada en el cuerpo como resultado de diversos procesos de oxidación (A.R.C., 1980).

Si bien bajo algunas circunstancias (Nicholson, 1987), la restricción de agua produce efectos menores sobre la productividad de los animales domésticos, en la generalidad de los casos su restricción genera grandes perjuicios productivos, por lo tanto, debe recomendarse la provisión ilimitada de agua de bebida durante las 24 horas del día.

Murphy *et al.* (1983) examinaron la relación existente entre consumo de agua y una serie de variables, mediante ecuaciones de regresión, y demostraron que a medida que se incorporan variables, aumenta el coeficiente de correlación. Esto da una clara idea sobre la imposibilidad de considerar cada factor por separado debido a que el consumo de agua es la suma de todos los factores (conocidos y desconocidos) que influyen sobre él.

8. Agradecimientos

Los autores desean agradecer la colaboración del Dr. Ricardo L. Sager por sus inestimables aportes a la redacción de este capítulo.

9. Bibliografía

- Adolph, E.F. 1949. Quantitative relations in the physiological constitutions of mammals. *Science* 109:579-585.
- A.F.R.C. (Agricultural and Food Research Council). 1993. Energy and protein requirements of ruminants. An advisory manual prepared by the AFRC Technical Committee on Responses to Nutrients. CAB International, Wallingford, Inglaterra. 159 p.

- Alexander, G. 1974. Heat loss from sheep. *In*: Heat loss from animal and man. J.L. Montheith & L.E. Mount (eds). Butterworths, Londres, Inglaterra. pp. 173-203.
- Amakiri, S.F. & E. Heath. 1992. La adaptación ambiental. *In*: Anatomía y fisiología del ganado. E. Heath & S. Olusanya (eds). Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires, Argentina. pp. 96-101.
- Amakiri S.F. & R. Mordi. 1975. The rate of cutaneous evaporation in some tropical and temperate breeds of cattle in Nigeria. *Anim. Prod.* 20:63-68.
- Anderson, D.M., & S.C. Stothers. 1978. Effects of saline water high in sulfates, chlorides and nitrates on the performance of young weanling pigs. *J. Anim. Sci.* 47:900-907.
- Arnold, G.W. & M.L. Dudzinski. 1978. Ethology of free-ranging domestic animals. Elsevier. Amsterdam, Holanda. 198 p.
- A.R.C. (Agricultural Research Council). 1980. The nutrient requirements of ruminant livestock. Commonwealth Agricultural Bureaux. Slough, Inglaterra. 351 p.
- Bailey, M. 1990. The water requirements of poultry. *In*: Recent advances in animal nutrition. W. Haresign & D.J.A. Cole (eds). Butterworths, Inglaterra. pp. 161-176.
- Bailey, C.B., R. Hironaka & S.B. Slen. 1962. Effects of the temperature of the environment and the drinking water on the temperature and water intake of sheep. *Can. J. Anim. Sci.* 42:1-8.
- Ballantyne, E.E. 1957. Drinking waters toxic for livestock. *Can. J. Comp. Med.* 21:254-257.
- Barber, J., P.H. Brooks & J.L. Carpenter. 1989. The effects of water delivery on the voluntary food intake, water use and performance of early weaned pigs from 3 to 6 weeks of age. *In*: J.M. Forbes, M.A. Varley & T.L.J. Lawrence (eds). The Voluntary Food Intake of Pigs. Occasional publication of the Br. Soc. Anim. Prod. pp. 103-104.
- Barber, J., P.H. Brooks & J.L. Carpenter. 1991. The effect of four levels of food on the water intake and water to food ratio of growing pigs. *Anim. Prod.* 52:602-608.
- Bass, J.M. 1982. A note on the effects of various diets on the drinking behaviour of wether sheep. *Anim. Prod.* 35: 293-294.
- Bavera, G.A. 2001. Manual de aguas y aguadas para el ganado. Edición del autor. Río Cuarto, Córdoba. 387 p.
- Beckett, J.L. & J.W. Oltjen. 1993. Estimation of the water requirement for beef production in the United States. *J. Anim. Sci.* 71: 818-826.
- Bell, F.R. & J. Sly. 1983. The olfactory detection of sodium and lithium salts by sodium deficient cattle. *Physiol. Behav.* 31:307-313.
- Bianca, W. 1966. Heat tolerance in dehydrated steers. *J. Agric. Sci. (Camb.)* 66:57-60.
- Blaxter, K.L. 1964. Metabolismo energético de los rumiantes. Editorial Acribia. Zaragoza, España. 314 p.
- Bligh, J. & K.G. Johnson. 1973. Glossary of terms for thermal physiology. *J. Appl. Physiol.* 35:941-961.
- Bohra, H.C. & P.K. Ghosh. 1977. Effect of restricted water intake during summer on the digestibility of cell wall constituents, nitrogen retention and water excretion in Marwari sheep. *J. Agric. Sci. (Camb.)* 89:605-608.

- Brooks, P.H. & J.L. Carpenter. 1990. The water requirement of growing-finishing pigs. Theoretical and practical considerations. *In: Recent advances in animal nutrition*. W. Haresign & D.J.A. Cole (eds). Butterworths, Inglaterra. pp. 115-136.
- Cairnie, A.G. & H.C. Castro. 1984. Pastoreo de verdeos invernales sin disponibilidad de agua de bebida. Informativo de Tecnología Agropecuaria para la Región Pampeana Semiárida, EEA Anguil, INTA. 82:10-11.
- Calder, F.W., J.W.G. Nicholson & H.M. Cunningham. 1964. Water restriction for sheep on pasture and rate of consumption with other feeds. *Can. J. Anim. Sci.* 44: 266-271.
- Carrique, C.S. 1975. Contaminación del agua por desagües industriales. *Ciencia e Invest.* 31:233-236.
- Casagrande, H. & R.L. Sager. 2000a. Efecto de la composición salina del agua de bebida sobre la evolución del peso vivo en bovinos. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 20 (Supl. 1):86.
- Casagrande, H. & R.L. Sager. 2000b. Efecto de la composición salina del agua de bebida sobre el consumo y digestibilidad de forrajes. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 20 (Supl. 1):87.
- Castle, M.E. & T.P. Thomas. 1975. The water intake of British Frisian cows on rations containing various forages. *Anim. Prod.* 20:181-189.
- Cerana, L.A. 1975. Aguas salinas para bebida animal. *Ciencia e Invest.* 31:221-232.
- Church, D.C. 1993. *El rumiante: Fisiología digestiva y nutrición*. Editoria Acribia. Zaragoza, España. 652 p.
- Close, W.H., L.E. Mount & I.B. Start. 1971. The influence of environmental temperature and plane of nutrition on heat losses from groups of growing pigs. *Anim. Prod.* 13:285-294.
- Colditz, P.J. & R.C. Kellaway. 1972. The effect of diet and heat estrés on feed intake, growth and nitrogen metabolism in Friesian, F1 Brahman x Friesian, and Brahman heifers. *Aust. J. Agric. Res.* 23:717-725.
- Cole, N. 1995. Influence of a three-day feed and water deprivation period on gut fill, tissue weights, and tissue composition in mature wethers. *J. Anim. Sci.* 73: 2548-2557.
- Cooper, P.H. & C. Tyler. 1959. Some effects of bran and cellulose on the water relationships in the digesta and faeces of pigs. I. The effects of including bran and two forms of cellulose in otherwise normal rations. *J. Agric. Sci.* 52:332-339.
- Davis, R.H., O.E.M. Hassann & A.H. Sykes. 1973. Energy utilization in the laying hen in relation to ambient temperature. *J. Agric. Sci. (Camb.)* 81:173 -177.
- Degen, A.A. & B.A. Young. 1984. Effects of ingestion of warm, cold and frozen water on heat balance in cattle. *Can. J. Anim. Sci.* 64:73-80.
- Digesti, R.D. & H.J. Weeth. 1973. Effects of sulfate water on cattle. *J. Anim. Sci.* 36:1204.
- Embry, L.B., M.A. Hoelscher, R.C. Wahlstrom, C.W. Carlson, L. Krista, W.R. Brosz, G.F. Gastler & O.E. Olson. 1959. Salinity and livestock water quality. South Dakota State Coll., Bull. 481, South Dakota, U.S.A. 12 p.
- Ferri, C.M. & N.P. Stritzler. 1993. Efecto del contenido de materia seca del verdeo de centeno sobre la digestibilidad *in vivo* y el consumo voluntario en ovinos. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 13:127-131.
- Ferri, C.M., N.P. Stritzler & J.H. Pagella. 2001. Efecto del agregado de agua sobre el consumo y la digestibilidad aparente en dos especies forrajeras. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 21 (Supl. 1):175-176.

- Finch, V.A. 1985. Comparison of non-evaporative heat transfer in different cattle breeds. *Aust. J. Agric. Res.* 36:497-508.
- Finch, V.A. 1986. Body temperature in beef cattle: its control and relevance to production in the tropics. *J. Anim. Sci.* 62:531-542.
- Fluharty, F.L., S.C. Loerch & B.A. Dehority. 1996. Effects of feed and water deprivation on ruminal characteristics and microbial population of newly weaned and feed-lot-adapted calves. *J. Anim. Sci.* 74:465-474.
- Folk, G.E. 1974. Adaptation and heat loss: The past thirty years. *In: Heat loss from animal and man.* J.L. Montheith & L.E. Mount (eds). Butterworths. Londres, Inglaterra. pp. 119-146.
- Forbes, J.M. 1995. Voluntary food intake and diet selection in farm animals. C.A.B. International, Wallingford, Inglaterra. 532 p.
- Forbes, J.M., C.L. Johnson & D.A. Jackson. 1991. The drinking behaviour of lactating cows offered silage *ad lib*. *Proc. Nutr. Soc.* 50: 97A.
- Frank, C.L. 1988. Diet selection by a heteromyid rodent. Role of net metabolic water production. *Ecology* 69:1943-1951.
- Fraser, D., J.F. Patience, P.A. Phillips & J.M. McLeese. 1990. Water for piglets and lactating sows: Quantity, quality and quandaries. *In: Recent advances in animal nutrition.* W. Haresign & D.J.A. Cole (eds). Butterworths. Inglaterra, pp.137-160.
- Gary, L.A., G.W. Sherritt & E.B. Hale. 1970. Behaviour of Charolais cattle on pasture. *J. Anim. Sci.* 30:203-206.
- Gottardo, F., S. Mattiello, G. Cozzi, E. Canali, E. Scanziani, L. Ravarotto, V. Ferrante, M. Verga & I. Andrighetto. 2002. The provision of drinking water to veal calves for welfare purposes. *J. Anim. Sci.* 80:2362-2372.
- Grout, A.S., D.M. Veira, D.M. Weary, M.A.G. von Keyserlingk & D. Fraser. 2006. Differential effects of sodium and magnesium sulfate on water consumption by beef cattle. *J. Anim. Sci.* 84:1252-1258.
- Hamilton, J. A. & M.E.D. Webster. 1987. Food intake, water intake, urine output, growth rate and wool growth of lambs accustomed to high or low intake of sodium chloride. *Aust. J. Agric. Res.* 38:187-194.
- Hardy, R.N. 1972. Temperature and animal life. E. Arnold Publishers, Londres, Inglaterra. 60 p.
- Harper, G.S., T.J. King, B.D. Hill, C.M.L. Harper & R.A. Hunter. 1997. Effect of coal mine pit water on the productivity of cattle. II. Effect of increasing concentrations of pit water on feed intake and health. *Aust. J. Agric. Res.* 48:155-164.
- Hey, E.N. 1974. Physiological control over body temperature. *In: Heat Loss from animal and man.* J.L. Montheith & L.E. Mount (eds). Butterworths. Londres, Inglaterra. pp. 77-95.
- Hoffman, M.P. & H.L. Self. 1972. Factors affecting water consumption by feedlot cattle. *J. Anim. Sci.* 35: 871-876.
- Hohenboken, W. & T.P. Kistner. 1976. Summer water consumption body temperature and respiration rate in lambs. *Can. J. Anim. Sci.* 56:739-744.
- Holmes, C.W., C.T. King & P.E.L. Sauwa. 1980. Effects of exposure to a hot environment on Friesian and Brahman x Friesian cattle, with some measurements of the effects of exposure to radiant heat. *Anim. Prod.* 30:1-11.

- Ingram, D.L. 1974. Heat loss and its control in pigs. *In: Heat loss from animal and man.* J.L. Montheith & L.E. Mount (eds.). Butterworths. Londres, Inglaterra. pp. 233-254.
- Jarrige, R. 1988. Ingestion et digestion des aliments. *In: Alimentation des bovins, ovins et caprins.* R. Jarrige (ed). INRA Editions. Francia. pp. 29-56.
- Johnson, H.D. 1987a. Bioclimates and livestock. *In: World animal science B5: Bioclimatology and the adaptation of livestock.* H.D. Johnson (ed). Elsevier. Holanda. pp. 3-16.
- Johnson, K.G. 1987b. Shading behaviour of sheep: preliminary studies of its relation to thermoregulation, feed and water intakes, and metabolic rate. *Aust. J. Agric. Res.* 38:587-596.
- Jones, G.B., B.J. Potter & C.S.W. Reid. 1970. The effect of saline water ingestion on water turnover rates and tritiated water space in sheep. *Aust. J. Agric. Res.* 21:927-932.
- Juge, O.N. 1975. Contaminación del agua por desagües cloacales. *Ciencia e Invest.* 31:239-253.
- Kellerup, S.U., J.E. Parker & G.H. Arscott. 1965. Effect of restricted water consumption on broiler chickens. *Poultry Sci.* 44:78-83.
- Krista, L.M., C.W. Carlson & O.E. Olson. 1961. Some effects of saline waters on chicks, laying hens, poults and ducklings. *Poult. Sci.* 40:938-944.
- Liebbrandt, V.D., L.J. Johnston, G.C. Shurson, J.D. Crenshaw, G.W. Libal & R.D. Arthur. 2001. Effect of nipple drinker water flow rate and season on performance of lactating swine. *J. Anim. Sci.* 79:2770-2775.
- Little, W. & S.R. Shaw. 1978. A note on the individuality of the intake of drinking water by dairy cows. *Anim. Prod.* 26:225-227.
- Little, W., B.F. Sansom, R. Manston & W.M. Allen. 1976. Effect of restricting water intake of dairy cows upon their milk yield, body weight and blood composition. *Anim. Prod.* 22:329-339.
- Loneragan, G.H., J.J. Wagner, D.H. Gould, F.B. Garry & M.A. Thoren. 2001. Effects of water sulfate concentration on performance, water intake, and carcass characteristics of feedlot steers. *J. Anim. Sci.* 79:2941-2948.
- Lynch, J.J., G.D. Brown, P.F. May & J.B. Donnelly. 1972. The effect of withholding drinking water on wool growth and lamb production of grazing Merino sheep in a temperate climate. *Aust. J. Agric. Res.* 23:659-668.
- MacFarlane, W.V. & B. Howard. 1970. Water in the physiological ecology of ruminants. *In: Physiology of digestion and metabolism in the ruminant.* A.T. Phillipson (ed). Oriel Press. Aberdeen, Escocia. pp. 362-374.
- MacFarlane, W.V. & B. Howard. 1972. Comparative water and energy economy of wild and domestic mammals. *Symp. Zool. Soc. London* 31:261-296.
- MacFarlane, W.V., B. Howard & R.J.H. Morris. 1966. Water metabolism of Merino sheep shorn during summer. *Aust. J. Agric. Res.* 17:219-225.
- MacFarlane, W.V., B. Howard & B.D. Siebert. 1967. Water metabolism of Merino and Border Leicester sheep grazing saltbush. *Aust. J. Agric. Res.* 18:947-958.
- Mader, T.L. & M.S. Davis. 2004. Effect of management strategies on reducing heat stress of feedlot cattle: Feed and water intake. *J. Anim. Sci.* 82: 3077-3087.

- McGregor, B.A. 1986. Water intake of grazing Angora wether goats and Merino wether sheep. *Aust. J. Exp. Agric.* 26:639-642.
- McLean, J.A. 1974. Loss of heat by evaporation. *In: Heat loss from animal and man.* J.L. Montheith & L.E. Mount (eds). Butterworths. Londres, Inglaterra. pp. 19-31.
- McMeniman, N.P. & P.M. Pepper. 1982. The influence of environmental temperature and rainfall on the water intake of sheep consuming mulga (*Acacia aneuria*). *Proc. Aust. Soc. Anim. Prod.* 14:443-446.
- Meyer, U., M. Everunghoff, D. Gädeken & G. Flachowsky. 2004. Investigations on the water intake of lactating dairy cows. *Livest. Prod. Sci.* 90:117-121.
- Michell, A.R. 1978. Relationships between individual differences in salt appetite of sheep and their plasma electrolyte status. *Physiol. Behav.* 17:215-219.
- Mitlohner, F.M., J.L.Morrow, J.W. Dailey, S.C. Wilson, M.L. Galyean, M.F. Miller & J.J. McGlone. 2001. Shade and water misting effects on behavior, physiology, performance, and carcass traits of heat-stressed feedlot cattle. *J. Anim. Sci.* 79:2327-2335.
- Morgan, P.D., G.W. Arnold & C.A.P. Boundy. 1972. The behaviour of ewes and their new born lambs in a hot climate. *Proc. Aust. Soc. Anim. Prod.* 9:371-375.
- Murphy, M.R., C.L. Davis & G.C. McCoy. 1983. Factors affecting water consumption by Holstein cows in early lactation. *J. Dairy Sci.* 66:35-38.
- N.A.S. (National Academy of Sciences). 1974. Nutrients and toxic substances in water for livestock and poultry. N.A.S, U.S.A. 95 p.
- Nelson, D.L. & M.M. Cox. 2004. *Lehninger Principles of Biochemistry*, 4th. Ed. W.H. Freeman & Co. Nueva York, U.S.A. 1100 p.
- Nicholson, M.J. 1987. The effect of drinking frequency on some aspects of the productivity of zebu cattle. *J. Agric. Sci. (Camb.)* 108:119-128.
- N.R.C. (National Research Council). 2001. *Nutrient Requirements of Dairy Cattle*. 7th ed. National Academy Press. Washington DC, U.S.A. 408 p.
- Olusanya, S. & M.J. Isoun. 1992. Los líquidos del cuerpo y el sistema urinario. *In: Anatomía y fisiología del ganado.* E. Heath & S. Olusanya (eds.). Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires, Argentina. pp. 65-73.
- Paquay, R., R. De Baere & A. Lousse. 1970. Statistical research on the fate of water in the adult cow. I. Dry cows. *J. Agric. Sci. (Camb.)* 74:423-432.
- Patterson, D.W., R.C. Wahlstrom, G.W. Libal & O.E. Olson. 1979. Effects of sulphate in water on swine reproduction and young pig performance. *J. Anim. Sci.* 49:664-667.
- Peirce, A.W. 1963. Studies on salt tolerance of sheep. V. The tolerance of sheep for mixtures of sodium chloride, sodium carbonate and sodium bicarbonate in the drinking water. *Aust. J. Agric. Res.* 14:815-823.
- Potter, B.J. 1963. The effect of saline water on kidney tubular function and electrolyte excretion in sheep. *Aust. J. Agric. Res.* 14:518-528.
- Purwanto, B.P., M. Harada & S. Yamamoto. 1996. Effect of drinking-water temperature on heat balance and thermoregulatory responses in dairy heifers. *Aust. J. Agric. Res.* 47:505-512.
- Randall, D., W. Burggren & K. French. 2002. *Fisiología animal. Mecanismos y adaptaciones.* Mc Graw - Hill - Interamericana. Madrid, España. 795 p.

- Richards, S.A. 1974. Aspects of physical thermoregulation in the fowl. *In: Heat loss from animal and man*. J.L. Montheith & L.E. Mount (eds). Butterworths. Londres, Inglaterra. pp. 255-275.
- Robelin, J. 1982. Estimation of body composition by dilution techniques in nutrition experiments. *In: In vivo estimation of body composition in beef*. B. Bech Andersen (ed). 524 Beretning fra Statens Husdyrbrugsforsøg. Copenhagen, Dinamarca. pp. 107-117.
- Robinson, J.B., D.R. Ames & G.A. Milliken. 1986. Heat production of cattle acclimated to cold, thermoneutrality and heat when exposed to thermoneutrality and heat stress. *J. Anim. Sci.* 62:1434-1440.
- Roubicek, C.B. 1972. Metabolismo del agua. *In: Desarrollo y nutrición animal*. E.S.E. Hafez & I.A. Dyer (eds). Editorial Acribia. Zaragoza, España. pp. 361-379.
- Sager, R.L. 1997. Salinidad del agua de bebida en relación al consumo de agua y heno de alfalfa (*Medicago sativa*). *Rev. Arg. Prod. Anim.* 17 (Supl.1):23.
- Sager, R.L. & H. Casagrande. 1998. Efecto de la salinidad del agua de bebida sobre el consumo y digestibilidad de pasto llorón (*Eragrostis curvula*) y alfalfa (*Medicago sativa*). *Invest. Agr.: Prod. Sanid. Anim.* 13:69-75.
- Saul, G.R. & P.C. Flinn. 1985. Effects of saline drinking water on growth and water and feed intakes of weaner heifers. *Aust. J. Exp. Agric.* 25: 734-738.
- Schmidt-Nielsen, K. 1972. *How animals work*. Cambridge Univ. Press. Cambridge, Inglaterra. 114 p.
- Schmidt-Nielsen, K. 1979. *Desert animals. Physiological problems of heat and water*. Oxford Univ. Press. Oxford, Inglaterra. 277 p.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Fisiología animal. Adaptación y medio ambiente*. Ediciones Omega. Barcelona, España. 499 p.
- Sekine, J. & Y. Asahida. 1987. A note on the effect of the dry-matter concentration in forages on water consumption of yearling steers. *Anim. Prod.* 45:527-529.
- Seynaeve, M., R. De Wilde, G. Janssens & B. De Smet. 1996. The influence of dietary salt level on water consumption, farrowing, and reproductive performance of lactating sows. *J. Anim. Sci.* 74:1047-1055.
- Shaw, M.I., A.D. Beaulieu & J.F. Patience. 2006. Effect of diet composition on water consumption in growing pigs. *J. Anim. Sci.* 84:3123-3132.
- Siebert, B.D. 1975. *Function, regulation and comparative use of water in vertebrates*. C.S.I.R.O. Queensland, Australia. 29 p.
- Siebert, B.D. & W.V. MacFarlane. 1969. Body water content and water turnover of tropical *Bos taurus*, *Bos indicus*, *Bibos banteng*, and *Bos bubalus bubalis*. *Aust. J. Agric. Res.* 20:613-622.
- Silankove, N. 1989. Interrelationship between water, food and digestible energy intake in desert and temperate goats. *Appetite* 12:163-170.
- Springell, P.H. 1968. Water content and water turnover in beef cattle. *Aust. J. Agric. Res.* 19:129-144.
- Squires, V.R. & A.D. Wilson. 1971. Distance between food and water supply and its effect on drinking frequency, and food and water intake of Merino and Border Leicester sheep. *Aust. J. Agric. Res.* 22:283-290.

- Stermer, R.A., C.F. Brasington, C.E. Coppock, J.K. Lanham & K.Z. Milam. 1986. Effect of drinking water temperature on heat stress of dairy cows. *J. Dairy Sci.* 69: 546-551
- Stritzler, N.P. 1991. Factores que afectan el consumo de agua de bebida de animales domésticos. *Rev. Fac. Agron. (UNLPam.)* 6:39-72.
- Stritzler, N.P. & L. Saluzzi. 1983. Efecto del nivel de sulfatos en el agua de bebida sobre novillos en crecimiento. *Prod. Anim.* 10:163-170.
- Stritzler, N.P., C.M. Rabotnikof & J.H. Pagella. 2007. Guía de Trabajos Prácticos de Nutrición Animal. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de La Pampa. 150 p.
- Sykes, A.H. 1977. Nutrition-environment interactions in poultry. *In: Nutrition and the climatic environment.* W. Haresign, H. Swan & D. Lewis (eds). Butterworths. Londres, Inglaterra. pp. 17-31.
- Van Kampen, M. 1983. Effect of water: food intake ratios in laying hens on food metabolisable energy. *Br. Poultry Sci.* 24:169-172.
- Van Es, A.J.H. 1982. Potential use of *in vivo* techniques in nutrition and growth studies. *In: In vivo estimation of body composition in beef.* B. Bech Andersen (ed.). 524 Beretning fra Statens Husdyrbrugsforsøg, Copenhagen, Dinamarca. pp. 99-106.
- Van Soest, P.J. 1994. *Nutrition Ecology of the Ruminant.* 2nd ed. Cornell Univ. Press. Ithaca, New York, USA.
- Wahlstrom, R.C., A.R. Taylor & R.W. Seerley. 1970. Effects of lysine in the drinking water of growing swine. *J. Anim. Sci.* 30:368-373.
- Webster, A.J.F. 1974. Heat loss from cattle with particular emphasis on the effect of cold. *In: Heat loss from animal and man.* J.L. Montheith & L.E. Mount (eds). Butterworths. Londres, Inglaterra. pp. 205-231.
- Webster, A.J.F. 1976. The influence of the climatic environment on metabolism in cattle. *In: Principles of cattle production.* H. Swan & W.H. Broster (eds), Butterworths. Londres, Inglaterra. pp. 103-127.
- Webster, A.J.F. 1983. Nutrition and the thermal environment. *In: Nutritional physiology of farm animals.* J.A.F. Rook & P.C. Thomas (eds). Longman. Inglaterra. pp. 639-669.
- Webster, I.T. & C.R.B. Day. 1993. The impacts of shade on evaporation rates and temperatures in stock watering troughs. *Aust. J. Agric. Res.* 44:287-298.
- Weeth, H.J. & L.H. Haverland. 1961. Tolerance of growing cattle for drinking water containing sodium chloride. *J. Anim. Sci.* 20: 518.
- Weeth, H.J. & J.E. Hunter. 1971. Drinking of sulphate waters by cattle. *J. Anim. Sci.* 32:277-281.
- Weeth, H.J. & A.L. Lesperance. 1965. Renal function of cattle under various water and salt loads. *J. Anim. Sci.* 24:441-447.
- Weeth, H.J., D.S. Sawhney & A.L. Lesperance. 1967. Changes in body fluids, excreta and kidney function of cattle deprived of water. *J. Anim. Sci.* 26:418-423.
- Weeth, H.J., A.L. Lesperance & V.R. Bohman. 1968. Intermittent saline watering of growing beef heifers. *J. Anim. Sci.* 27:739-744.
- Wilson, A.D. 1970. Water economy and food intake of sheep when watered intermittently. *Aust. J. Agric. Res.* 21:273-281.

- Wilson, G.F. 1978. Effect of water content of Tama ryegrass on voluntary intake of sheep. *N. Z. J. Exp. Agric.* 6:53-54.
- Winchester, C.F. & M.J. Morris. 1956. Water intake of cattle. *J. Anim. Sci.* 15:722-740.
- Winugroho, M., V.A. Walker & B.A. Young. 1987. Energy and water kinetics in sheep acclimated to 0°, 20° and 40°. 66th Annual Feeder's day report, Univ. of Alberta, Canadá. Special Issue 91-92.
- Wright, S.J. & B.L. Ashton. 1978. The water consumption of sheep and beef cattle on Northern Eyre Peninsula. *Agric. Rec.* 5:9-12.
- Wright, D.E., N.R. Towers & D.P. Sinclair. 1978. Intake of zinc sulphate in drinking water by grazing beef cattle. *N. Z. J. Agric. Res.* 21:215.
- Yousef, M.K. 1987. Principles of bioclimatology. *In: World animal science B5: Bioclimatology and the adaptation of livestock.* H.D. Johnson (ed). Elsevier. Holanda. pp. 17-29.

EL AGUA Y LA INFLUENCIA DE LOS HUMEDALES EN LA ESTRUCTURA Y FUNCIONAMIENTO DEL PAISAJE: EL CASO DE LA REGIÓN CHAQUEÑA

8

Rubén Ginzburg & Jorge Adámoli

1. Resumen
2. Funciones y valores de los ecosistemas de humedal
3. La región chaqueña
4. Tipología de humedales de la región chaqueña
5. La oferta de agua, su relación con la estructura del paisaje y con la diversidad
6. Concepto de macrohumedales
7. Relación entre las entradas y salidas de agua en macrohumedales
8. Conclusiones
9. Bibliografía

1. Resumen

Los humedales son ecosistemas que dependen de un proceso recurrente de inundación o de saturación del sustrato, lo que determina la presencia de suelos con rasgos hidromórficos y de especies adaptadas a condiciones de anegamiento permanente o temporario. La relevancia de los humedales queda reflejada en la importancia y variedad de funciones que cumplen, entre otras, la fuente de recarga y descarga de acuíferos, el control de las crecidas de los ríos, la retención de sedimentos, nutrientes y contaminantes, la purificación del agua, la estabilización de las costas y su protección de la erosión. Son además reservorios de biodiversidad, el hábitat de especies amenazadas de extinción y la escala migratoria de otras tantas especies. A su vez, y gracias a estas funciones, brindan a la sociedad imprescindibles bienes y servicios tales como provisión de agua potable, caza y pesca, ambientes para agricultura, ganado y forestación, materiales para vivienda, turismo, etc.

A pesar de su gran valor, han sufrido y sufren importantes transformaciones y procesos de explotación que ponen en grave peligro su subsistencia. El gran desafío consiste en crear alternativas desde una perspectiva que compatibilice el desarrollo económico y social, con la conservación del ambiente y sus recursos, teniendo en cuenta la cultura y las técnicas tradicionales que los pobladores practican, ya que las mismas son parte fundamental de los humedales.

Los humedales están ampliamente distribuidos por toda la región chaqueña, cubriendo la mayor parte de la superficie en el Chaco húmedo, pero también con amplia representación en el Chaco seco. A pesar de su gran extensión territorial (ocupan casi una tercera parte de la región) y del importante papel funcional que cumplen, estos humedales no han sido adecuadamente estudiados. Las clasificaciones e inventarios existentes han cubierto sólo algunas partes del territorio, o se limitaron a algunos aspectos. Ginzburg *et al.* (2005) propusieron una aproximación integral a estos aspectos, basada en la revisión de los antecedentes disponibles y en un detallado trabajo sobre las imágenes satelitales lo que permitió precisar su ubicación, su delimitación, y la definición de sus características morfológicas y funcionales. Consideramos que este es un paso relevante para lograr compatibilizar el

aprovechamiento racional de los humedales, con la conservación de los bienes y servicios que aportan a la sociedad.

2. Funciones y valores de los ecosistemas de humedal

La Convención de Ramsar (Convención sobre Humedales de Importancia Internacional, 1971), a la cual Argentina se encuentra adherida, define a los humedales como: “áreas de marismas, turberas o de aguas naturales o artificiales, permanentes o temporarias, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluyendo las extensiones de aguas marinas cuya profundidad en marea baja no excede los seis metros”.

Más específicamente, los humedales son ecosistemas que presentan propiedades únicas que los diferencian de los ambientes terrestres y acuáticos. Dependen de un proceso recurrente de inundación o de saturación del sustrato, lo que determina la presencia de suelos con rasgos hidromórficos y de especies adaptadas a condiciones de anegamiento permanente o temporario. En otras palabras, lo que caracteriza a un humedal es la influencia del agua, a través de su patrón estacional o régimen hidrológico, principal condicionante del ambiente, vegetación y fauna de estos ecosistemas.

Los humedales cumplen variadas funciones y presentan relevantes valores (Dugan, 1990; Canevari *et al.*, 1998). Es importante establecer la diferencia que existe entre los conceptos de función y valor: las funciones están dadas por los procesos que se llevan a cabo dentro de los humedales, mientras que los valores se refieren a los beneficios que la sociedad percibe de esas funciones, tanto directos como indirectos. En consecuencia, los valores corresponden a los bienes y servicios que obtiene la sociedad, y que surgen de las funciones del humedal.

Al considerar los valores, sean estos económicos, ecológicos, culturales, etc., hay que tener en cuenta que dependen en gran medida de los objetivos de la sociedad y del grado de conocimiento que la misma tiene respecto de las funciones esenciales de los humedales (Neiff, 1999). Si el objetivo es la expansión agrícola o la eliminación de residuos, el valor *per se* de los humedales puede ser eventualmente nulo, drenándolos y secándolos para la agricultura o simplemente transformándolos en “un gran tacho de basura”. Aquí un objetivo que surge de una necesidad temporal es priorizado por sobre las funciones del ecosistema para llegar al concepto de valor. Por el contrario, las funciones de los humedales son las mismas, más allá de las sociedades, las culturas o un objetivo puntual de desarrollo. Lo que varía es el conocimiento de las propiedades, características y procesos que se llevan a cabo dentro de los humedales.

Si bien los humedales son considerados ecosistemas de un gran valor, han sufrido y sufren importantes transformaciones y procesos de explotación que ponen en grave peligro su subsistencia. Se estima que debido a la actividad humana se ha perdido más del 50 % de la superficie de humedales de todo el mundo (Dugan, 1993). En la Argentina, entre las principales causas de pérdidas o degradación de humedales se encuentran la colmatación por la erosión de suelos, la fragmentación de los sistemas hidrológicos, la construcción de grandes obras de ingeniería, la contaminación, su transformación para tierras productivas y la sobreexplotación del recurso agua (Canevari *et al.*, 1998). Esta tendencia se mantiene y es previsible que se incremente, debido a la continua presión por ampliación de las fronteras agropecuarias.

Los humedales tienen un papel fundamental en numerosos procesos naturales, cumpliendo variadas funciones entre las cuales se destacan (Dugan, 1990; Canevari *et al.*, 1998):

- **Atenuador de inundaciones:** pueden almacenar los excedentes hídricos en épocas de lluvias o crecientes, lo que amortigua las inundaciones aguas abajo. Esta es por ejemplo la función básica de las planicies de inundación de los ríos.
- **Recarga y descarga de acuíferos:** por su configuración y topografía, el agua superficial se detiene o se desplaza lentamente, lo que permite su infiltración hacia las napas freáticas. Algunos humedales, particularmente los localizados en los bordes de planaltos (algunos tipos de vegas puneñas o de mallines patagónicos) se forman en los sitios de descargas de los acuíferos.
- **Filtros naturales de sedimentos suspendidos, nutrientes y sustancias contaminantes:** al producirse la deposición de sedimentos en un humedal, cuando disminuye la velocidad del flujo de agua, se produce al mismo tiempo la retención de sustancias contaminantes y nutrientes que muchas veces son transportados junto con los sedimentos.
- **Depuradores biológicos:** las sustancias húmicas de los sedimentos (constituidas por macromoléculas orgánicas con gran cantidad de grupos funcionales), al retener materiales tóxicos, retardan su migración, evitando su oxidación, mecanismo que reduce o elimina su toxicidad (desactivación).
- **Purificación del agua:** es la consecuencia de los diversos procesos descritos en los puntos anteriores.
- **Moderadores del microclima local:** en muchos casos, los humedales estabilizan las condiciones climáticas locales, como por ejemplo la zona frutícola de San Pedro en la provincia de Buenos Aires.
- **Control de la erosión de la línea de costa:** la vegetación de los humedales estabiliza las costas y márgenes de los ríos al reducir la fuerza erosiva de las olas y corrientes, al mismo tiempo que sus raíces estabilizan el sustrato.
- **Sumidero de carbono:** ciertos humedales almacenan grandes cantidades de materia orgánica producto de la acumulación de biomasa vegetal sin descomponer. Esta retención de carbono es importante en relación al problema de calentamiento global de la atmósfera. El drenaje de humedales para su cultivo, aparte de otras funciones y valores, genera una fuerte emisión de estos reservorios de carbono.
- **Reservorios de biodiversidad:** muchos humedales presentan una concentración muy elevada de vida silvestre. Además, en muchos casos son el hábitat de especies endémicas, amenazadas o en peligro de extinción, o son sitios estratégicos para especies migratorias. Esta gran biodiversidad se explica por la gran variedad de condiciones ambientales a lo largo de los gradientes de inundación, y por las difíciles condiciones de accesibilidad.

El valor de los humedales, como fue dicho, depende del conjunto de funciones que cumplen. Por ello, los humedales brindan a la sociedad un variado número de productos y servicios (Dugan, 1990; Neiff, 2001):

- **Provisión de agua potable para consumo humano.** Las lluvias generan una oferta de agua discontinua, que los humedales almacenan (efecto esponja) y depuran de sedimentos y contaminantes. Este es un claro ejemplo de un servicio ambiental gratuito, provisto por los humedales.

- Provisión de agua para riego y consumo industrial. Los excedentes de agua pueden ser captados para su aprovechamiento.
- Ambientes para algunas formas de agricultura. Entre los sistemas agrícolas prehispánicos más evolucionados y productivos, figuran las chinampas de México y de los llanos de Moxos en el Beni boliviano, desarrollados sobre extensos humedales.
- Ambientes para la cría de ganado. Los grandes humedales como el Chaco o el Pantanal matogrossense presentan condiciones ideales para la cría de ganado, porque durante la estación de lluvias, el ganado pastorea en las tierras altas favorecidas por las precipitaciones, mientras las tierras bajas están inundadas. Durante la estación seca cae la receptividad en las partes altas, y a medida que desciende la inundación, rebrotan los pastos, generándose un sistema de pastoreo diferido de alta productividad.
- Pesca y caza. La gran diversidad y abundancia de fauna son el sustento de muchos pobladores locales, criollos y aborígenes, que pueden obtener carne o pieles para su consumo o comercialización.
- Navegación y medios de transporte. En las áreas que presentan grandes humedales, las vías de transporte más comunes para los pobladores son las pequeñas embarcaciones.
- Recreación y turismo. El potencial turístico de los humedales es un activo que está muy desarrollado en el Pantanal del Brasil, medianamente en los Esteros del Iberá, y en menor medida en la región chaqueña, salvo en algunos lugares como la Laguna Mar Chiquita, el Bañado La Estrella o algunas represas.

A esto, hay que sumar otras utilidades y atractivos muy importantes para el estudio científico y ambiental, como ser:

- Indicadores de impactos ambientales: muchas de las especies y comunidades, tanto vegetales como animales, que viven en los humedales muestran una sensibilidad especial a los cambios resultantes del descenso del nivel freático o de las variaciones físico-químicas del agua, lo que permite que puedan ser utilizadas como indicadores biológicos de cambios a gran escala como el calentamiento climático o la lluvia ácida, pero también de impactos locales derivados de la actividad agrícola, ganadera o industrial.
- Testigos de los cambios ambientales: debido a la deposición acumulativa de restos bióticos existentes a lo largo del tiempo, algunos humedales son capaces de formar verdaderos registros temporales de los sucesivos fenómenos vegetacionales, climáticos y en ocasiones culturales, de una región. En su interior quedan retenidos durante la deposición materiales orgánicos y restos fósiles (plantas, polen, esporas, semillas, diatomeas, etc.) e inorgánicos (cenizas, carbones, útiles arqueológicos, etc.).

3. La región chaqueña

El Gran Chaco Americano ocupa 1.000.000 km² distribuidos entre Argentina, Paraguay, Bolivia y en menor parte Brasil. La mayor extensión (600.000 km² = 60.000.000 ha), se encuentra en nuestro país. Comprende en su totalidad a las Provincias de Santiago del Estero, Chaco y Formosa, la

porción este de las Provincias de Salta, Tucumán, Catamarca y La Rioja, el norte de Córdoba y Santa Fe, y partes del nor-noroeste de Corrientes.

Geológicamente es una fosa tectónica, un bloque hundido relleno con sedimentos de los ríos Pilcomayo, Bermejo, Juramento-Salado y Salí-Dulce. En su mayor parte es una llanura extremadamente plana, con pendientes muy suaves en sentido NO-SE del orden de 20 a 40 cm/km. Transversalmente los ríos generaron una topografía local irregular, donde contrastan los albardones, elevados unos metros con respecto a los cauces y planicies anegables. La baja pendiente de toda la región chaqueña, las grandes distancias que recorren los ríos y las fuertes variaciones de caudales, favorecen los procesos fluviomorfológicos de colmatación y migración de cauces.

El clima es templado a caluroso, en general con fuerte continentalidad. La temperatura media anual es de 20 a 28°C, y presenta temperaturas absolutas que pueden alcanzar máximas superiores a 40°C y mínimas bajo cero. Las precipitaciones siguen un marcado gradiente longitudinal, con registros máximos en el este superiores a 1.300 mm, que decaen en el oeste a 500 mm; estos valores son marcadamente inferiores en los bolsones áridos del sudoeste de la región. El período de lluvias se corresponde con la estación cálida, concentrándose durante los meses de octubre a abril. El mínimo de precipitaciones se registra durante la estación invernal, meses de junio a agosto, en los que se presentan sequías y algunas heladas. Precisamente, dadas sus condiciones hidroclimáticas, se divide al Chaco en dos grandes subregiones, estableciendo un límite arbitrario en la isoyeta de 750 mm: el Chaco Occidental o Seco (déficit hídrico la mayor parte del año y 7 meses de marcada sequía) y el Chaco Oriental o Húmedo (con mayores precipitaciones, pero también con alta proporción de tierras bajas y anegables).

Los principales ríos que bajan de la cordillera y vuelcan sus aguas en el Chaco son el Pilcomayo, Bermejo, Juramento-Salado y Tafi-Dulce. Estos ríos alóctonos (formados fuera de la región) ingresan al Chaco con caudales importantes durante todo el año (con grandes crecientes en el verano) y un alto contenido de sedimentos. Al atravesar la planicie chaqueña experimentan sucesivos cambios de curso, resultado de procesos de colmatación o de taponamiento, cuyo resultado es la formación de amplios abanicos aluviales. Por el contrario, los ríos autóctonos (formados dentro de la región con aguas que provienen de lluvias locales especialmente en el Chaco Húmedo), son espacialmente muy estables, con cuencas de pequeñas dimensiones, bajos caudales y muy baja carga sedimentaria, por lo que no presentan condiciones para la migración de sus cauces.

El complejo régimen hidrológico junto con las características geomorfológicas, climáticas y - asociado a ellas- edafológicas de la región determinaron la existencia de un gran número y diversidad de humedales. Estos humedales están ampliamente distribuidos por toda la región chaqueña, cubriendo más del 80% del territorio del Chaco Oriental (con una superficie superior a los 9.750.000 ha), pero también con amplia representación en el Chaco Seco.

4. Tipología de humedales de la región chaqueña

Toda la región chaqueña posee humedales, la diferencia se encuentra principalmente en los tipos de humedales y en la superficie que cubren en las distintas subregiones. El Chaco Húmedo, al este de la región, concentra la mayor superficie y los mayores porcentajes de humedales; aquí se dan inmensos humedales de características continuas, cuya delimitación es muy compleja, como los Bajos Submeridionales, las planicies de inundación de los ríos Paraguay y Paraná, o el "Chaco de esteros, cañadas, y selvas de ribera".

Por otro lado, el Chaco Seco, al oeste de la región, presenta una menor cantidad de humedales, en número y superficie. En esta porción de la región, los humedales ya no se dan en forma de

continuum, sino más bien como elementos, algunas veces aislados y otras conectados entre sí, más fáciles de identificar y limitar geográficamente. Estos humedales, si bien ocupan un porcentaje de superficie menor, revisten una gran importancia al considerar el paisaje en su conjunto; entre ellos se encuentran el Bañado La Estrella, los Bañados del río Salado, el Interfluvio Teuco-Bermejito, las Salinas Grandes y los Esteros Salobres del Norte de Santiago del Estero.

Ginzburg *et al.* (2005) elaboraron un sistema de clasificación funcional que comprende a la gran diversidad de humedales de la región chaqueña. Para ello, utilizaron imágenes satelitales en versión digital de dos cortes temporales: 1990 durante un período seco y 2002 en el período húmedo. Debido al enfoque regional del trabajo, adoptaron una escala de 1:250.000 para el análisis e interpretación, mientras que el mapeo se realizó a una escala 1:1.000.000.

Como primer criterio para la clasificación se consideró al balance de entradas y salidas de agua durante la época de lluvias, por lo que fueron identificados dos grandes grupos de humedales: con balance positivo o negativo. El segundo criterio fue el origen de las aguas que ingresan al humedal, las que pueden ser de origen pluvial o fluvial; a su vez, las entradas de origen fluvial, fueron diferenciadas con base en las superficies de las cuencas.

Los humedales de la región chaqueña que fueron identificados, clasificados y mapeados, son los siguientes (Fig. 1 y Tabla 1):

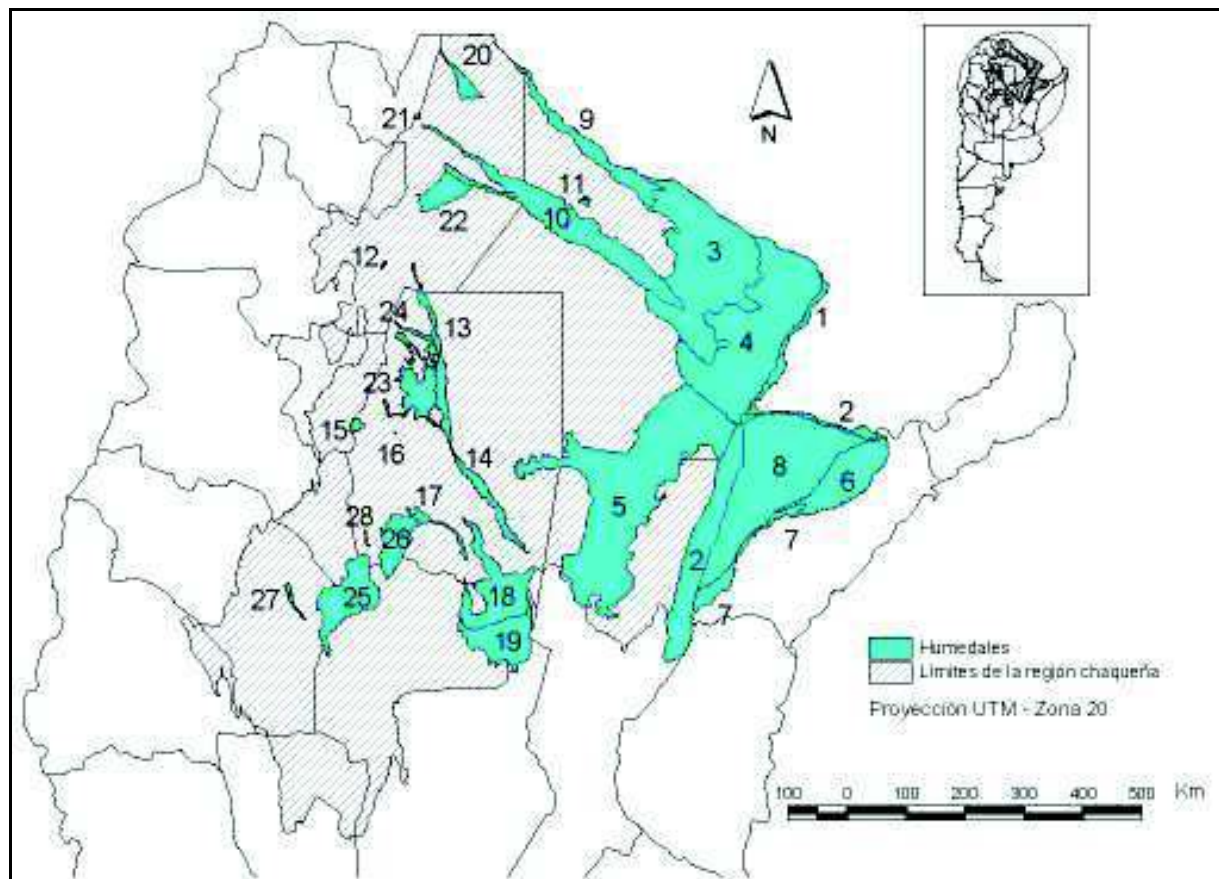


Figura 1. Humedales del Chaco Argentino.

Tabla 1. Inventario de humedales del Chaco Argentino. Origen del humedal: natural; artificial. Permanencia del agua: permanente; estacional.

Cód.	Nombre del humedal	Superficie aprox. (ha)	Origen del humedal	Permanencia del agua
<i>a) Humedales con balance positivo</i>				
a.1) Humedales originados en ríos de importancia continental				
1	Planicie de inundación del río Paraguay	226.276	Natural	Perman.
2	Planicie de inundación del río Paraná	1.399.748	Natural	Perman.
a.2) Humedales originados básicamente por lluvias locales				
3	Bosques, cañadas y lagunas	2.795.566	Natural	Perman. (ríos y lagunas) Estac. (bañados)
4	Esteros, cañadas y selvas de ribera	2.891.410	Natural	Perman. (ríos y lagunas) Estac. (bañados)
5	Bajos Submeridionales	4.074.049	Natural	Perman. (lagunas) Estac. (bañados)
6	Grandes lagunas del sector oriental del Iberá	827.850	Natural	Perman.
7	Valles fluviales del Iberá	295.022	Natural	Perman.
8	Bañados y esteros del Iberá	2.671.365	Natural	Estac.
<i>b) Humedales con balance negativo</i>				
b.1) Humedales originados en ríos de importancia regional				
9	Bañado La Estrella	555.569	Natural	Perman.
10	Interfluvio Teuco-Bermejito	1.404.729	Natural	Perman.
11	Laguna Yema	16.112	Natural	Perman.
12	Dique El Tunal	5.055	Artific.	Perman.
13	Bañados del Norte del río Salado y Bañados de Figueroa	299.964	Natural	Estac.
14	Bañados del Sur del río Salado	219.663	Natural	Estac.
15	Embalse de Río Hondo	32.725	Artific.	Perman.
16	Embalse Los Quiroga	450	Artific.	Perman.
17	Salinas del río Saladillo	91.222	Natural	Estac.
18	Delta del río Dulce	827.622	Natural	Estac.
19	Laguna de Mar Chiquita	618.076	Natural	Perman.
b.2) Humedales originados en ríos locales				
20	Derrames del río Itiyuro	121.237	Natural	Estac.
21	Laguna San José	6.401	Natural	Estac.
22	Bañados del Quirquincho	269.490	Natural	Estac.
23	Esteros Salobres del Norte de Santiago del Estero	454.917	Natural	Estac.
24	Derrames de los ríos Horcones y Urueña	32.713	Natural	Estac.
25	Salinas Grandes	692.020	Natural	Estac.
26	Salinas de Ambargasta	356.414	Natural	Estac.
27	Salina La Antigua	27.543	Natural	Estac.
28	Salina El Recreo	5.041	Natural	Estac.

a) *Humedales con balance positivo.* La cantidad de agua (pluvial y/o fluvial) que reciben, es superior a la que pierden por evaporación o transpiración, por lo que generan importantes excedentes que fluyen en forma laminar o encauzada.

a.1) Humedales originados en ríos de importancia continental (cuencas del orden de 1.000.000-2.000.000 km²). Corresponden a las planicies de inundación de los ríos Paraguay y Paraná. Por los enormes volúmenes de agua desplazados, funcionan como sistemas de paso, sin mayores diferencias en la organización del paisaje, en las características de los humedales ni en la calidad de las aguas de las porciones superior e inferior.

a.2) Humedales originados básicamente por lluvias locales. En esta escala de análisis corresponden exclusivamente al Chaco Húmedo, donde las mayores precipitaciones y el predominio de suelos marcadamente arcillosos, favorecen la formación de cañadas, esteros y lagunas. Los aportes de los ríos alóctonos son secundarios en la formación de humedales en el Chaco Húmedo, salvo en el caso del Estero Bellaco en la Provincia de Formosa y de los Esteros de Pampa del Indio en la Provincia del Chaco, formados por desbordes del río Bermejo.

b) *Humedales con balance negativo*. La cantidad de agua (pluvial y/o fluvial) que reciben, se pierde en gran parte o totalmente. Los ríos de mayor porte pierden caudal por transfluencias laterales, y es común la formación de bañados o derrames, donde prevalece la evaporación, dando lugar a ambientes salobres o salinos.

b.1) Humedales originados en ríos de importancia regional (cuencas del orden de 20.000-50.000 km²). Formados por los grandes ríos chaqueños: Pilcomayo, Bermejo, Juramento-Salado y Salí-Dulce, que tienen sus altas cuencas en la cordillera, y prácticamente no reciben afluentes en la llanura, por lo que sus aguas son de carácter alóctono. Por poseer importantes caudales, tienen un potencial morfogenético que les permite mantener sus cauces activos en la travesía por la planicie chaqueña. Sin embargo, todos ellos en mayor o menor medida sufren taponamientos u obturaciones de sus cauces, lo que genera migraciones de cauces que dan lugar a la formación de abanicos aluviales, que en los casos de los ríos Pilcomayo y Juramento adquieren grandes proporciones. Una reciente obturación del cauce del río Pilcomayo, dio lugar a la formación del “Bañado La Estrella” (Fig. 2). Durante los periodos de crecientes, los tramos inferiores de estos ríos conducen menos agua que los tramos superiores, porque pierden caudal por transbordamientos a antiguos brazos, o por la retención y posterior evaporación del agua en bañados laterales y lagunas, lo que incrementa los tenores salinos en los tramos inferiores. Los ríos Juramento-Salado y Salí-Dulce tienen represamientos y canales para abastecimiento de agua potable y riego, que reducen marcadamente los caudales y que afectan severamente a los humedales en sus tramos medio e inferior.



Figura 2. Bañado La Estrella, Formosa.

b.2) Humedales originados en ríos o cursos de agua locales (cuencas del orden de 1.000 km²). Están formados por ríos locales como el Itiyuro, Dorado-Del Valle, Horcones o Urueña, cuyas cuencas son del orden de 500-1.000 km². Ninguno de estos cursos tiene potencial morfogénico para mantener funcionales sus cauces más allá de 30-50 km. A partir de esos puntos las aguas fluyen con escurrimiento mantiforme, lo que genera una fuerte evaporación, por lo que la salinidad aumenta sensiblemente en las porciones terminales, donde se forman bañados salobres o salinas. También se incluyen en esta categoría a las cuencas que generan las áreas de surgencia del NO de Santiago del Estero, y a los tributarios dispersos y discontinuos de las salinas del SO de la región.

b.3) Humedales temporarios originados en lluvias locales. Son pequeños humedales que ocupan porciones deprimidas en las que se acumula el agua de lluvia, por lo que su tamaño y persistencia dependerán de la cantidad de agua caída. En ocasión de grandes lluvias, pueden conectarse temporalmente entre sí y llegar a tener un movimiento en el sentido de la pendiente. En el Chaco húmedo quedan integrados en grandes unidades que los engloban (ver macrohumedales), pero en el Chaco Seco forman ambientes que contrastan netamente con su entorno (ej. palocruzales de *Tabebuia nodosa*, vinalares de *Prosopis ruscifolia*, algunos palosantales de *Bulnesia sarmientoi* o paloblancales de *Calycophyllum multiflorum*). Sin embargo, para poder representarlos cartográficamente es necesario trabajar a un nivel más detallado que el utilizado en esta clasificación. El mapeo de los mismos es totalmente dependiente de la escala, ya que son apenas discernibles en 1:250.000 y directamente no perceptibles en imágenes a 1:1.000.000.

5. La oferta de agua, su relación con la estructura del paisaje y con la diversidad

La formación de humedales y sus aspectos estructurales como unidad de paisaje, están básicamente condicionados por las características de la oferta de agua, y las particularidades geomorfológicas locales.

En los ambientes vinculados con grandes ríos, predominan las formas alargadas, como puede apreciarse en las planicies de inundación de los ríos Paraguay-Paraná. En una escala de mayor detalle, pueden observarse diversas formas asociadas con la actividad fluvial, como por ejemplo en los meandros activos o cortados, con una gran cantidad de formas semilunares (espiras de meandros), donde se pasa una y otra vez de angostos albardones de tierras altas con selvas en galería, a pajonales inundables o lagunas, con numerosas comunidades intermedias, todas sumamente angostas y alargadas.

Los grandes ríos como el Bermejo y el Pilcomayo han formado enormes abanicos aluviales que atraviesan gran parte de la región chaqueña. En el Este y Centro de Chaco y Formosa, es muy común encontrar una fuerte alternancia de albardones con bosques en galería que pueden tener 1-3 km de ancho, pero que suelen alcanzar extensiones superiores a los 300 km de largo. Entre estos bosques en galería, hay diversas comunidades, como esteros y bañados de enorme extensión, pero de 5-10 km de ancho. Un caso particular es el Bañado La Estrella, formado por las aguas del río Pilcomayo que se volcaron en su mayor parte sobre el territorio argentino, luego del colmatamiento por arenas fluviales del cauce del río. Este bañado tiene una extensión de 400 km (mayormente en Formosa), y un ancho que oscila entre los 10 y 20 km.

A diferencia del modelado fluvial, en los esteros y lagunas alimentadas por el aporte directo de las lluvias las formas predominantes tienden a ser subcirculares u oblongas. Según la intensidad de las lluvias, el nivel de las aguas será mayor o menor. Esto genera la formación de una serie de formas concéntricas que reproducen el contorno de los esteros o lagunas, donde la altura y permanencia de las aguas o de las condiciones de saturación hídrica varían en forma gradual. En cada una de esas formas, se instalan comunidades vegetales con diferente composición y riqueza específica. Así, suelen presentarse áreas con un espejo de agua libre, o a lo sumo con algunas especies flotantes, luego acumulaciones de especies flotantes, plantas arraigadas pero cubiertas por el agua, plantas con las raíces en el agua o en zona saturada, pero con el follaje fuera del agua, etc., hasta comunidades de herbáceas donde las inundaciones son raras y de muy corta duración. Un caso extremo son las lagunas salobres, que durante la época seca se transforman en salitrales (Fig. 3).



Figura 3. Estero salobre en Santiago del Estero.

Distinto es el caso de ciertos tipos de ambientes que ocurren fuera de la región chaqueña, tales como las vegas puneñas y los mallines patagónicos, formados en los bordes de planaltos por el surgimiento de aguas freáticas. En estos casos, por tratarse de flujos muy regulares, la gran diferenciación de comunidades periféricas se reduce sensiblemente, o virtualmente desaparece.

La permanencia del agua en los humedales es variable y básicamente puede ser caracterizada como:

- Permanente: se encuentra en todo momento cubierto de agua;
- Estacional: se cubre de agua en algún momento del año, con cierta regularidad y por un período de tiempo prolongado;
- Temporario: se cubren de agua con lluvias intensas, de manera irregular y por períodos de tiempo limitados. Si bien pasan la mayor parte del año sin agua en superficie, los suelos presentan claras evidencias de su desarrollo en condiciones de saturación hídrica, y sus comunidades vegetales presentan especies propias de ambientes inundables. En la Figura 4 puede observarse la diferencia de tamaño del espejo de agua en Laguna Yema (Formosa). En la imagen de aguas bajas, se notan claramente las áreas que posteriormente quedarán cubiertas por las aguas.
- Efímero: quedan cubiertos por el agua de lluvia o de desbordes durante períodos muy breves y en general desarrollan condiciones incipientes de saturación hídrica en los suelos, y presentan

comunidades vegetales con mayor afinidad a las comunidades de tierras altas que a las de los humedales propiamente dichos.

a)



b)



Figura 4. Laguna Yema en Formosa: a) en aguas bajas y b) en aguas altas.

La suma de especies de las diversas comunidades que se desarrollan tanto en las áreas de modelado fluvial como en los ambientes lacustres o de esteros, aportan a la gran biodiversidad que presentan los humedales. Los humedales son justamente considerados importantes reservorios de biodiversidad. Sin embargo, los ambientes que más se adecuan a las definiciones de humedales como ser un pajonal inundable, generalmente son los que menor diversidad específica tienen, mientras que los que más se apartan como puede ser un bosque de albardón, son los más diversos; esto plantea una aparente contradicción. Cada tipo de humedal presenta una amplia gama de comunidades a lo largo de su gradiente topográfico, cada una con su composición específica, que suele ser muy diferente entre los extremos del gradiente. Esa gran diversidad ambiental es la base de la característica biodiversidad de los humedales. Así, la capacidad de respuesta a las perturbaciones y disturbios que posee cada uno de los elementos involucrados en un humedal, y el humedal en su conjunto, es de vital importancia a la hora de considerar y valorar su biodiversidad, los posibles impactos que genere una obra y el éxito de las medidas de gestión y manejo que se adopten.

6. Concepto de macrohumedales

La identificación y delimitación de algunos humedales es relativamente sencilla cuando sus límites son claramente contrastantes con los del entorno. En otros casos se presentan secuencias de diversos tipos de humedales alternando con ambientes de tierras altas, en un intrincado patrón repetitivo, de difícil resolución cartográfica en la escala regional. Estos problemas de delimitación son consecuencia de la falta de precisión espacial en las definiciones de humedales. Adámoli (1999) plantea que la solución a este problema debe buscarse combinando los conceptos de la Ecología del Paisaje y de la Biología de la Conservación, englobando a estos conjuntos en una misma unidad llamada “macrohumedal”.

En un macrohumedal se debe considerar al conjunto de sus elementos dentro del contexto ecológico en el que se encuentran incluidos. De esta forma, la cantidad y distribución espacial de los elementos que lo componen, su conectividad, las relaciones entre tamaño y forma, así como las relaciones funcionales y ecológicas, y los intercambios energéticos y de nutrientes entre ambientes de tierra firme y zonas inundadas, deben formar parte de los criterios de decisión. El prefijo macro no alude al tamaño del sistema, sino al hecho de que está compuesto por más de un elemento, presentando un patrón repetitivo de humedales y “no humedales” inseparable tanto funcional, como cartográficamente.

En la región en cuestión, más precisamente en el Chaco Húmedo, los humedales son claros ejemplos de macrosistemas o macrohumedales. El “Chaco de esteros, cañadas y selvas de ribera” en el este de las Provincias de Chaco y Formosa, es uno de ellos. En él las unidades de paisaje tienen una clara orientación ONO-ESE, siendo común que haya esteros o cañadas de 100 a 200 km de extensión y de unos 10 km de ancho, separados por albardones igualmente extensos pero cuyos anchos son del orden de 1 km. Esta configuración tiene dos implicancias claves, ya que en lo funcional se establecen relaciones muy estrechas entre los elementos, y en lo cartográfico resulta imposible mapearlos por separado salvo a niveles de mucho detalle.

En el Chaco Seco, en la Provincia de Santiago del Estero, la densa trama de humedales conformada por los Bañados del Norte del río Salado y Bañados de Figueroa, los Derrames de los ríos Horcones y Urueña y los Esteros Salobres del Norte de Santiago del Estero, forman un importante sistema o macrohumedal de nivel subregional, donde pesa mucho la forma y la conectividad que presentan sus elementos componentes.

Dentro de los macrohumedales quedan comprendidos ambientes acuáticos permanentes, temporarios y sectores de tierra firme, pero quienes dominan tanto areal como funcionalmente, son los

ambientes acuáticos temporarios (Neiff & Malvárez, 2004). Un macrohumedal presenta una serie de interrelaciones entre sus componentes, la cual establece los procesos esenciales que mantienen la estabilidad del sistema en su conjunto. Dicha vinculación funcional le confiere además un arreglo único y distintivo que permite establecer al “complejo macrohumedal” como criterio de selección muy útil en la escala regional (Neiff, 2001).

7. Relación entre las entradas y salidas de agua en macrohumedales

Al analizar cómo se produce la entrada y salida de agua en los macrohumedales del Chaco, se observan cinco modelos diferentes: concentrador, distributivo, “de paso”, endorreico y arreico.

El modelo concentrador corresponde a los Bajos Submeridionales, una inmensa depresión inundable. El río Salado, único río que ingresa a esta subregión, lo hace con un caudal ínfimo sin posibilidad de ejercer algún tipo de modelado fluvial (Herrera *et al.*, 2005). De esta forma, el pobre drenaje de los suelos junto con el lento y desorganizado escurrimiento superficial del agua, hacen que gran parte de la subregión se anegue por varios meses en época de lluvias. La presencia de la Dorsal Oriental de Santa Fe impide que las aguas se vuelquen al Paraná, lo que provoca que las aguas confluyan formando un gigantesco embudo que las dirige hacia el sur, vertiéndolas en el río Salado que gradualmente aumenta de volumen, hasta desembocar con un importante caudal en el río Paraná.

El modelo distributivo corresponde a la subregión denominada “Chaco de esteros, cañadas y selvas de ribera” (Morello & Adámoli, 1968). Los brazos del abanico aluvial del río Bermejo generan un alineamiento de las formas del relieve de dirección ONO-ESE, por el cual las áreas más deprimidas e inundables (esteros, bañados y riachos de origen autóctono) quedan contenidas lateralmente por los albardones de los distintos ríos (de origen alóctono). Esta organización del paisaje en líneas subparalelas, favorece que los cuerpos de agua formados por las lluvias locales escurran sus aguas, en parte canalizadas en los ríos y riachos, y en parte en forma laminar a través de las cañadas y esteros, hasta alcanzar al río Paraguay por diversos puntos.

El modelo “de paso” corresponde a las Planicies de inundación de los ríos Paraguay y Paraná. Ambos ríos, dado los enormes volúmenes de agua desplazados, se comportan como sistemas de paso, sin presentar grandes diferencias en la calidad de las aguas de las porciones superior e inferior, ni en lo que respecta a la organización del paisaje. Las planicies de inundación presentan en toda su extensión un modelado repetitivo de lagunas, espiras de meandro, pajonales inundables y bosques en galería.

El modelo endorreico corresponde a las lagunas salobres del sudoeste de la región, en la Provincia de Santiago del Estero. Estos ambientes formados por los derrames de cursos de agua y por surgencia de aguas, en ambos casos originadas en la Sierra de Medina, forman un extenso complejo de esteros salobres, en donde el agua escurre en forma mantiforme, evaporándose en gran medida, lo que genera diversos niveles de salinidad. En períodos de grandes crecientes estos esteros se interconectan, volcando sus aguas al río Salado.

Por último, el modelo arreico corresponde a las áreas en las que la mayor parte de las lluvias caídas se infiltran en los suelos, por lo que los vectores de escurrimiento se minimizan. Si se produce acumulación de agua, es un efecto relativamente efímero, que no se traduce en unidades de paisaje discernibles en la escala de este trabajo.

8. Conclusiones

Los humedales en general cumplen imprescindibles funciones y un rol primordial en el aporte de bienes y servicios a la sociedad. La importancia de los humedales del Chaco argentino en

particular, queda expresada al considerar que ocupan casi la tercera parte de la región (31.77%), comprendiendo un área de 212.183 km².

Conocer los diferentes tipos de humedales existentes en el Chaco es de gran importancia para el desarrollo sostenible y la conservación de los recursos naturales de la región, en tanto que los humedales constituyen una de las últimas fronteras de ambientes naturales y poco modificados que se encuentran muy amenazados por la falta de una política de ordenamiento territorial y la implementación de proyectos que no consideran la dinámica del funcionamiento de estos ambientes.

Asimismo, es imprescindible revalorizar a los humedales bajo la perspectiva de los servicios que prestan a la sociedad, para que a partir de este conocimiento se puedan analizar alternativas de manejo productivo que sean compatibles con su uso sostenible. En este sentido, la utilización de los recursos de los humedales, en muchos casos se viene realizando bajo prácticas tradicionales y culturales tan importantes de conservar como a los mismos humedales (Malvárez *et al.*, 2004). Esto plantea un gran desafío: lograr que los conceptos de desarrollo social y conservación de los humedales dejen de ser sólo ideas y se conviertan en hechos reales, tangibles y compatibles.

9. Bibliografía

- Adámoli, J. 1999. Los humedales del Chaco y del Pantanal. *En*: Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica. A.I. Malvárez (ed). UBA. Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe, ORCYT. Montevideo, Uruguay. pp. 87-97.
- Canevari, P., D. Blanco, E. Bucher, G. Castro & I. Davidson. 1998. Los humedales de la Argentina. Clasificación, situación actual, conservación y legislación. Wetlands International, Buenos Aires, Argentina. 208 p.
- Dugan, P. 1990. Wetland conservation: A review of current issues and required action. IUCN. Gland, Switserland. 96 p.
- Dugan, P. 1993. Wetlands in danger. Beazley & IUCN – The World Conservation Union. London. 187 p.
- Ginzburg, R., J. Adámoli, P. Herrera & S. Torrella. 2005. Los Humedales del Chaco: Clasificación, inventario y mapeo a escala regional. *En*: Temas de la biodiversidad del litoral fluvial argentino II. F.G. Aceñolaza (ed). CONICET e Inst. Miguel Lillo (UNT). pp. 135-152.
- Herrera, P., J. Adámoli, S. Torrilla & R. Ginzburg. 2005. El Riacho Mbiguá en el contexto del modelado fluvial de la Región Chaqueña. *En*: Historia natural y paisaje de la reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. A.G. Di Giacomo & S.F. Krapovickas (eds). Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires. pp. 27-39.
- Malvárez, A.I, F. Kalesnik & C. Kandel. 2004. El Delta del Río Paraná como un mosaico de humedales. El Bajo Delta Bonaerense. *En*: Reserva de Biosfera Delta del Paraná. Formación en educación para el ambiente y el desarrollo. 1^a ed. F. Kalesnik & C. Kandel (ed). Municipalidad de San Fernando. Buenos Aires. 255 p.
- Morello, J. & J. Adámoli. 1968. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Primera parte: Objetivos y metodología. INTA Serie fitogeográfica 10:1-125.
- Neiff, J.J. 1999. El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. *En*: Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica. A.I. Malvárez (ed). Universidad de Buenos Aires. Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe, ORCYT. Montevideo, Uruguay. pp. 99-149.

- Neiff, J.J. 2001. Humedales de la Argentina: sinopsis, problemas y perspectivas futuras. CYTED. Programa Iberoamericano de ciencia y tecnología para el desarrollo. Subprograma XVII, Aprovechamiento y Gestión de Recursos Hídricos.
- Neiff, J.J. & A.I. Malvárez. 2004. Grandes humedales fluviales. *En*: Documentos del curso-taller: Bases ecológicas para la clasificación e inventario de humedales en Argentina. 1ª ed. A.I. Malvárez (ed). Buenos Aires. 120 p.

EL CICLO DEL AGUA EN LA NATURALEZA Y LOS IMPACTOS DEL CAMBIO CLIMATICO Y DE LA VARIABILIDAD CLIMATICA

9

Roberto A. Seiler & Marta G. Vinocur

- 1. Introducción**
- 2. El ciclo del Agua**
 - 2.1. Componentes y Descripción
 - 2.2. Disponibilidad y uso del agua
- 3. El cambio climático y el ciclo del agua**
 - 3.1. El cambio climático y la variabilidad climática
 - 3.2. Impactos sobre el ciclo del agua y algunos estudios de casos
 - 3.2.1. Variabilidad de las lluvias y lluvias extremas
 - 3.2.2. Sequías
 - 3.2.3. Inundaciones
 - 3.2.4. Fenómeno del Niño
- 4. Vulnerabilidad y Adaptación**
 - 4.1. Vulnerabilidad
 - 4.2. Adaptación
- 5. Manejo integrado del agua frente al cambio climático y a la variabilidad climática**
- 6. Bibliografía**

1. Introducción

El agua es un elemento muy particular y especial de la naturaleza. Simultáneamente es el más abundante, más importante y único en su composición química (Baver *et al.*, 1972). El cuerpo humano está compuesto por un 70% de agua y necesitamos diariamente de su consumo para vivir. Tal vez se pueden soportar muchos días sin alimentos pero sólo unos pocos sin consumo de agua. El agua en el ambiente sirve como vehículo de nutrientes necesarios para la vida y también como medio de transporte, de dilución y de eliminación de residuos, sean naturales o producidos por el hombre. El agua, entre otros líquidos y sólidos de la naturaleza, es la que tiene la más alta capacidad para almacenar calor (capacidad calórica), a la vez que para conducir calor (conductividad calórica), y con un calor latente extremadamente alto. El calor latente es la porción de calentamiento adiabático que es liberado o absorbido dentro de la atmósfera como resultado de los cambios de estado del agua, tal como los pasajes de gas a líquido, de líquido a gas, de líquido a sólido, de gas a sólido o de sólido a gas. Los términos relativos a estos cambios son respectivamente la condensación, evaporación, solidificación, deposición y sublimación.

Para aumentar la temperatura de un gramo de agua en aproximadamente en un grado centígrado se requiere de una caloría, mientras que para evaporar la misma cantidad de agua se necesitan 560 calorías (calor latente de vaporización). El congelamiento de un gramo de agua libera alrededor de 80 calorías. El agua y estas características térmicas, la convierten en el factor más importante de control de los patrones del tiempo y del clima en el mundo y de moderación de las variaciones térmicas del aire y de los suelos.

El elevado calor latente de vaporización del agua determina su alta capacidad de almacenaje de calor en el estado de vapor. Cuando ese vapor condensa, el calor es liberado al ambiente; de esta

forma en una gran escala el agua es responsable de una masiva circulación y distribución de energía en todo el planeta.

La capacidad calórica del agua previene rápidos calentamientos o enfriamientos de fuentes de agua. El agua requiere alrededor de cinco veces más calor que una roca para producir el mismo cambio de temperatura que aquélla. El calentamiento y enfriamiento más lento del agua también protege a los organismos acuáticos de las variaciones abruptas de temperatura que en ciertos casos podrían ser incompatibles con la vida.

La densidad (masa por unidad de volumen) de casi todas las sustancias es más alta en sus estados sólidos que en líquido. Las únicas dos excepciones a esta generalidad son el mercurio y el agua. El agua presenta su máxima densidad en estado líquido a cuatro grados centígrados, determinando esto que el agua en estado de hielo sea menos densa que el agua líquida. Como resultado, los reservorios de agua expuestos a bajas temperaturas se congelan desde su superficie hacia abajo, situación que sería inversa si el hielo fuera más denso que el estado líquido, que también podría comprometer la vida acuática que reside en ellos.

2. El ciclo del Agua

2.1. Componentes y Descripción

El agua es un recurso muy complejo comparado con otros de carácter más estático como por ejemplo el suelo. El agua se presenta en un ciclo muy dinámico a través de la lluvia, el escurrimiento, la evaporación y registra enormes variaciones temporales y espaciales, así como también variaciones de calidad que determinan su valor de uso para las personas y para los ecosistemas. El agua puede encontrarse en una cantidad que la hace perjudicial como en el caso de una inundación, hasta otras que la convierten en un recurso capaz de salvar vidas, como lo es en condiciones de sequía. Lo más sorprendente es que ambas situaciones pueden ocurrir en un mismo lugar y hasta en el lapso de un mismo año.

El agua en la naturaleza exhibe un continuo de estados dinámicos que mantiene y liga toda la vida a través de un recorrido cíclico en la ecosfera. El llamado ciclo hidrológico es un modelo conceptual que describe el almacenaje y el movimiento del agua entre la biosfera, la atmósfera, la litosfera y la hidrosfera. En el planeta el agua puede ser almacenada tanto en la atmósfera, como en los océanos, lagos, ríos, en el suelo, en los seres vivos, en los glaciares, en extensiones nevadas y en el subsuelo. El agua se mueve desde un reservorio a otro a través de procesos de evaporación, condensación, precipitación, deposición, escorrentía, infiltración, sublimación, transpiración, por derretimiento de hielo o por movimiento de flujo en el subsuelo. En este amplio ciclo, que puede ser esquematizado según se presenta en la Figura 1, la provisión de agua es renovada permanentemente y la radiación solar es la fuente primaria de energía que moviliza todo el sistema.

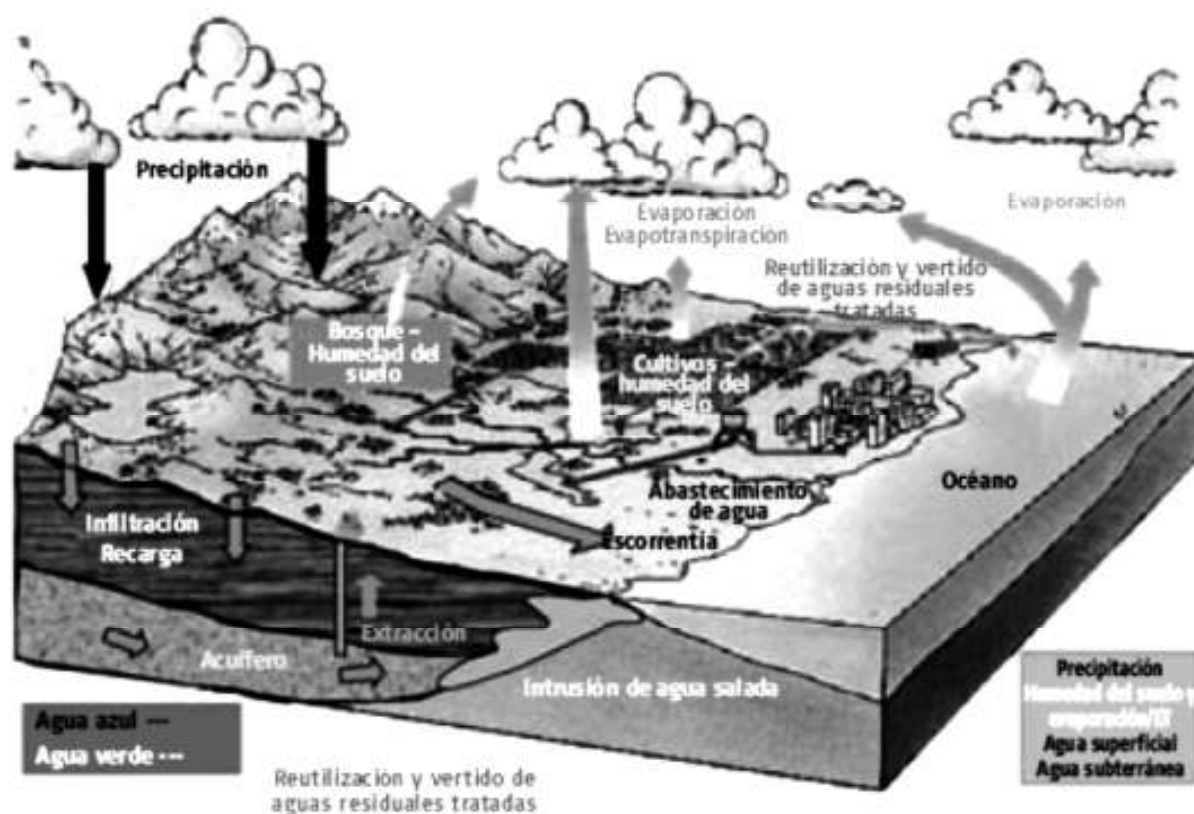


Figura 1. Componentes del Ciclo del agua (UNESCO, 2007).

La energía solar a través del proceso de evapotranspiración, extrae agua de los océanos, de lagos, de ríos y en general de los continentes. Luego de la condensación del vapor de agua en el aire, el proceso de la precipitación devuelve el agua a la superficie del planeta bajo la forma de lluvia, nieve o granizo. Los océanos proveen la mayor cantidad del agua evaporada que se encuentra en la atmósfera. De ese total, un 91% es devuelto a los océanos como precipitación, mientras que el 9% restante es transportado hacia los continentes, donde los controles climáticos inducen la ocurrencia de lluvias sobre los mismos (Seckler *et al.*, 1998). Parte del agua que precipita sobre el suelo, infiltra en el mismo o drena hacia la profundidad formando o realimentando el sistema hídrico subsuperficial. Como el suelo a manera de una esponja puede infiltrar y almacenar sólo una cierta cantidad de agua, si la intensidad de la precipitación es más alta que la capacidad de infiltración, o si el suelo está saturado de agua, el agua remanente escurre sobre la superficie hacia los lugares más bajos del mismo formando luego corrientes de agua, arroyos, ríos, los que finalmente alimentan lagunas, lagos o desembocan en el mar (Fig. 1). El agua que no es absorbida por las raíces de las plantas, continúa su penetración en el suelo y en la profundidad del mismo, deteniendo eventualmente su movimiento descendente llenando canales, fisuras y espacios entre el suelo y el lecho de roca. El límite superior de esta zona de saturación define el nivel freático, mientras que el fondo de roca determina el volumen de contención de un acuífero. Este corresponde a un estrato de roca porosa que contiene agua que fluye, entre dos capas de roca impermeable. La localización del agua en distintos lugares o como elemento de procesos dentro del ciclo, permite como ha sido referido en muchos casos hablar de “agua azul” y de “agua verde” (Falkenmark & Rockström, 2004, citado en UNESCO, 2007) (Fig. 1). La primera corresponde al agua como un recurso renovable que es encontrado en arroyos, ríos, lagunas, etc. y en los acuíferos. Esta cantidad comprende aproximadamente un 40% de la precipitación. El restante 60%, es la que determina la llamada “agua verde” y es la que infiltra en el suelo conformando la humedad

del mismo, o evapotranspira hacia la atmósfera sin entrar en cursos o fuentes de agua superficiales y subsuperficiales.

2.2. Disponibilidad y uso del agua

La disponibilidad de agua del planeta es dominada por los océanos, los que almacenan aproximadamente el 97% del total de agua. El 3% restante, contabilizado como agua dulce, se lo encuentra en los glaciares y zonas polares, en el agua del subsuelo, en lagos, en el suelo, en la atmósfera y en los seres vivos (Pidwirny, 2006). Para distintos medios de posible almacenaje, el mismo autor proporciona magnitudes estimadas, según se presentan en la Tabla 1.

Tabla 1. Inventario de agua de la superficie de la tierra (Adaptado de Pidwirny, 2006).

Reservorio	Volumen (km ³ x 1,000,000)	Porcentaje del total
Océanos	1370	97.25
Glaciares y casquetes polares	29	2.05
Agua del subsuelo	9.5	0.68
Lagos	0.125	0.01
Humedad del suelo	0.065	0.005
Atmósfera	0.013	0.001
Ríos y arroyos	0.0017	0.0001
Biosfera	0.0006	0.00004

Considerando la dinámica del ciclo del agua, el contenido líquido de nuestro cuerpo es reemplazado un gran número de veces cada año, el agua de un árbol se recambia ciento de veces mientras crece; el agua del aire decae y se reemplaza aproximadamente cada 12 días. De acuerdo a datos proporcionados por Szestztry (1971) y Pidwirny (2006), la permanencia del agua en otros reservorios muestra notables diferencias según el medio que se trate, tal como se muestra en el Tabla 2.

Tabla 2. Tiempos típicos de permanencia del agua localizada en distintos reservorios.

Reservorio	Tiempo medio de permanencia
Glaciares	20 a 100 años
Cubierta de nieve estacional	2 a 6 meses
Humedad del suelo	1 a 2 meses
Napas de agua superficial	100 a 200 años
Napas de agua profunda	10.000 años
Lagos	50 a 100 años
Ríos	2 a 6 meses

El agua es un recurso renovable, sin embargo el agua disponible es más o menos una cantidad fija. Por otra parte, no toda el agua disponible es aprovechable para el uso humano en forma directa y aún toda la disponible no está igualmente distribuida sobre la superficie terrestre. Un interrogante real e importante a responder es sobre la existencia o no de deficiencia del agua utilizable en el presente y como será la disponibilidad en el futuro para la población del mundo. Intentando alguna respuesta, una

primera cuestión a analizar es sobre la magnitud de la disponibilidad en el mundo, para luego evaluar las posibles deficiencias.

Estimaciones del recurso agua a nivel global basadas en diferentes métodos de cálculo han dado lugar a distintas valoraciones (Shiklomanov, 1999). Estas indican que el volumen total de agua de la tierra es alrededor de 1.4 billones de km^3 , de los cuales un 2.5%, o sea aproximadamente 35 millones de km^3 , corresponden al agua utilizable en los sistemas económicos, los que incluyen también el agua del suelo. Alrededor de un 68.9% del agua utilizable se encuentra en forma de hielo o de nieves permanentes en altas montañas y en las regiones del Ártico y del Antártico, mientras que un 30.8% está almacenado como humedad del suelo, en los humedales y en el subsuelo en acuíferos superficiales y profundos hasta 2000 m. Estas cantidades totalizan alrededor del 99.7% de toda el agua utilizable potencialmente disponible para uso humano, luego los ríos y lagos de agua dulce contienen estimativamente un 0.3% (105.000 km^3) del agua dulce del mundo. El agua utilizable total de consumo por los ecosistemas y por los seres humanos, se estima en 200.000 km^3 , cantidad menor al 1% del total de agua utilizable y sólo el 0.01% de toda el agua de la tierra (Gleick, 1993; Shiklomanov, 1999).

A pesar de la aparentemente pequeña cantidad de agua aprovechable, todavía se dispone de suficiente provisión excepto en los condicionantes debido a tres factores: una desigual distribución, una demanda con fuerte incremento y un aumento de la contaminación del agua disponible, principalmente en los lugares próximos a centros urbanos. La disponibilidad global de agua versus la población destaca las disparidades continentales y en particular, la presión ejercida en el continente asiático, que alberga más de la mitad de la población mundial con sólo el 36% de los recursos hídricos del mundo (Fig. 2) (UNESCO, 2003).

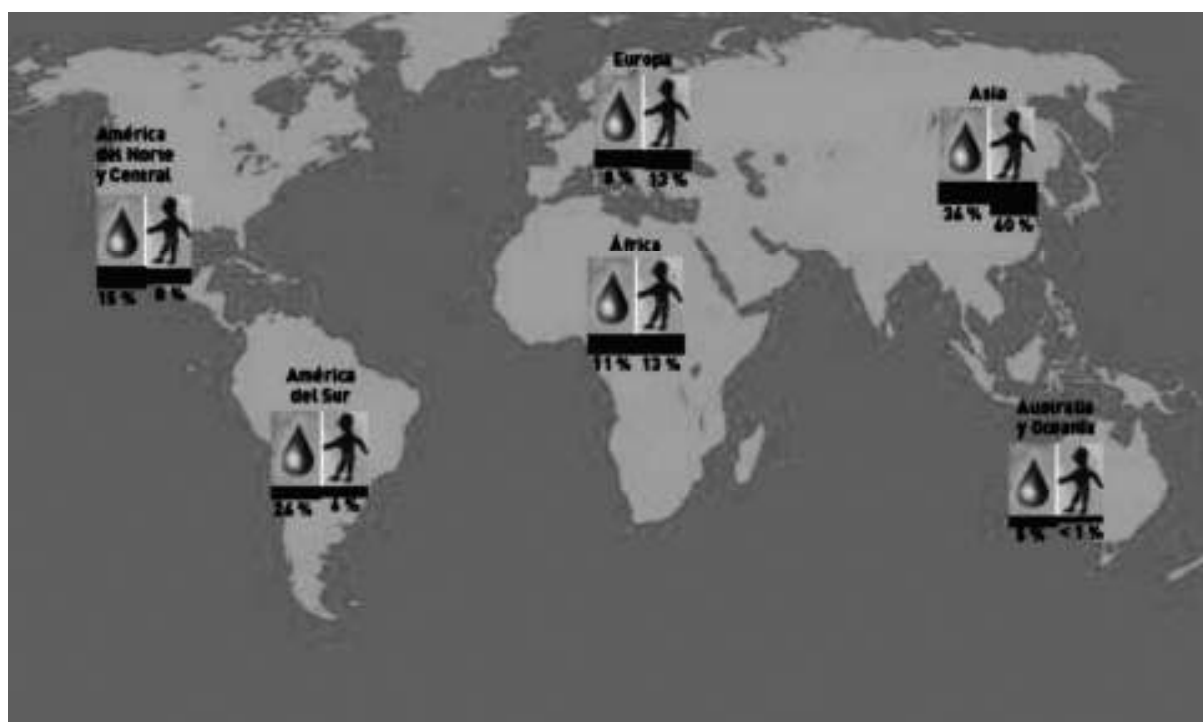


Figura 2. Distribución regional de la disponibilidad de agua dulce en el mundo en relación con la población (Sitio web de UNESCO - PHI, Oficina Regional de Ciencias para América Latina y el Caribe).

La amenaza de deficiencia de agua es un problema que comparten muchos países subdesarrollados y también desarrollados, aunque por diferentes razones. Muchos países pobres tienen problemas de agua debido a la escasez de lluvias y a la falta de recursos económicos necesarios para desarrollar sistemas de almacenamiento y de distribución de agua. Los países desarrollados por lo general tienen un adecuado aporte de lluvias y sofisticados sistemas de almacenajes y distribución, pero usan y pueden contaminar en una elevada proporción.

En una valoración de las deficiencias de agua en el futuro, se debe ser cuidadoso con las predicciones de agotamiento del agua dulce. A los fines de una mayor precisión sobre el problema es importante distinguir al menos tres tipos de usos de agua por el hombre: el agua extraída o uso total, el agua evapotranspirada y el agua degradada. El primero corresponde a la cantidad total extraída de lagos, ríos o bombeada como agua subterránea. Este tipo de consumo es usualmente la figura utilizada para comparar con el suministro disponible y para medir cualquier deficiencia de agua. Parte de esa cantidad, probablemente 40 a 70% es devuelta al ambiente en condición utilizable. La evapotranspiración es el agua perdida hacia el aire por evaporación del suelo o de superficies de agua libre y por la transpiración de las plantas. El agua degradada es aquella cantidad de agua contaminada por sales, químicos u otros componentes antes de ser retornada al ambiente. A través de estos usos, alrededor de la mitad de la cantidad extraída se transforma en no disponible o no aprovechable para requerimientos humanos. Puede estimarse que dos tercios de toda el agua extraída es retornada en condiciones satisfactorias a lagos, ríos y al suelo. El riego puede contabilizar alrededor de dos tercios del agua perdida o degradada por solubilización de sales del suelo. En climas cálidos la evapotranspiración es responsable de la mayor parte de las pérdidas.

Resulta extremadamente difícil determinar en escala global si el agua es verdaderamente escasa en un sentido físico, es decir si existe un problema de provisión, o si el agua está disponible pero debería ser usada mejor, o sea un problema de demanda (Rijsberman, 2006). El mismo autor afirma que el agua es físicamente escasa por ejemplo en zonas áridas densamente pobladas, tales como el centro y oeste de Asia, norte de África, con disponibilidades estimadas de menos de 1000 m³ persona⁻¹año⁻¹. Esta escasez se refiere al agua para la producción de alimentos y no aquélla de uso doméstico la cual corresponde a una porción muy pequeña del total. En muchos lugares del resto del mundo la escasez de agua a escala nacional tiene mucho que ver, tanto con el aumento de la demanda como con la disponibilidad de provisión. Considerando la cantidad de agua como requerimiento del ambiente, con abstracción del agua de consumo doméstico, los usos para producción de alimentos e industriales ocasionan ya en el presente los mayores impactos en los ecosistemas de muchas partes del mundo, incluso en aquéllos en los cuales el agua no es considerada un recurso escaso. Esto permite asegurar que el agua será el principal condicionante de la agricultura en las próximas décadas, particularmente en regiones de Asia y África y que esta situación requerirá de previsiones institucionales. Una conclusión general respecto de un análisis global de la escasez de agua es que una gran parte de la población mundial – alrededor de dos tercios – será afectada por escasez de agua en las próximas décadas (Raskin *et al.*, 1997; Seckler *et al.*, 1998; Vörösmarty *et al.*, 2000; Wallace & Gregory, 2002). Es claro que mientras la población mundial continúe creciendo y en tanto ese recurso se mantenga más o menos constante, habrá menos agua disponible *per cápita* con un déficit que sería aún mayor en áreas con disminución de las precipitaciones.

3. El cambio climático y el ciclo del agua

3.1. El cambio climático y la variabilidad climática

Un gran número de observaciones y de investigaciones llevadas a cabo en los últimos años sustentan la aseveración de que el clima de la tierra está cambiando. El cambio climático afectará significativamente a la agricultura, principalmente por el efecto combinado de elevadas temperaturas,

mayor probabilidad de sequías y menor disponibilidad de agua para los cultivos (Chiotti & Johnston, 1995). El posible incremento en la variabilidad del clima asociado al cambio climático ocasionará un aumento en la variabilidad interanual de los rendimientos de los cultivos, produciendo graves efectos tanto sobre los agricultores en forma individual como sobre las economías regionales (IPCC, 2001b). Es claro también que en muchas partes del mundo la variabilidad climática afecta condiciones socioeconómicas y ambientales, las que son de fuerte impacto y en aumento y que los efectos serán más severos en las regiones en desarrollo y particularmente sobre los más pobres de esas regiones.

Cambios en la cantidad atmosférica de los gases invernadero y aerosoles, en la cantidad de radiación solar recibida y también en las propiedades de la superficie del suelo, alteran el balance de energía del sistema clima (IPCC, 2007), produciendo un incremento de la temperatura media del planeta. Registros de los últimos 100 años revelan un incremento de la temperatura media de 0.6°C (IPCC, 2001a), mientras que la proyección para el final del siglo XXI, comparando con el promedio del período 1980-1999, es de un incremento entre 1.1°C a 6.4°C (IPCC, 2007).

3.2. Impactos sobre el ciclo del agua y algunos estudios de casos

El cambio climático y la variabilidad climática conducen a una intensificación del ciclo hidrológico global con la producción de un importante efecto regional sobre las fuentes de disponibilidad de agua. La energía del calor latente, la cual es la fuerza convectiva tropical, originalmente denotada por Riehl & Malkus (1958), modifica la circulación general de la atmósfera, máxime teniendo en cuenta que alrededor de dos tercios de la precipitación global ocurren en la zona inter trópicos (aproximadamente entre los 25°N y 25°S). En las bajas latitudes el calor latente de vaporización de extensas áreas de precipitación modula las circulaciones zonales y meridionales y el consecuente retorno de masas de aire (Hack & Schubert, 1990). Cambios en el patrón global y regional de las precipitaciones y en la tendencia observada del calentamiento global, provocan importantes interrogantes científicos como por ejemplo, aquéllos sobre la magnitud de la intensificación del ciclo hidrológico mientras más calor latente en forma de vapor de agua se agrega a la atmósfera. Esto por supuesto puede conducir también a cambios en la frecuencia y en la intensidad de ocurrencia de eventos extremos tales como inundaciones, sequías, lluvias intensas, superpuestos a otros posibles cambios inducidos por el cambio de largo plazo del clima.

3.2.1. Variabilidad de las lluvias y lluvias extremas

El cambio de clima probablemente producirá modificaciones en parámetros de la precipitación como la intensidad, la frecuencia, la duración de los eventos, características estas que son en la actualidad poco analizadas o modeladas (Trenberth *et al.*, 2003). Estas modificaciones pueden significar mayores perspectivas de cambios en los valores extremos de inundaciones y de sequías por ejemplo, antes que en la precipitación total. La variabilidad anual o interestacional de la precipitación, incluyendo las condiciones extremas, es de gran significancia por sus efectos para la agricultura, para la hidrología y para el recurso agua en general. No obstante, todavía no han recibido suficiente atención en cuanto a su importancia en estudios de impactos del cambio climático. Como un ejemplo de esa variabilidad, en las Figuras 3 y 4, se presenta una serie de datos de lluvias del verano (datos de IPCC), agrupados como media regional de la mitad sur de la provincia de Córdoba, los cuales fueron analizadas en su tendencia de largo plazo y por su variabilidad interanual. Para este caso, en la Figura 3 puede observarse una tendencia significativa de aumento de las lluvias, más marcada desde los años sesenta en adelante. En la Figura 4, las ocurrencias extremas son indicadas, por convención, como los casos por fuera del rango de más/menos una desviación estándar (Seiler & Vinocur, 2006b).

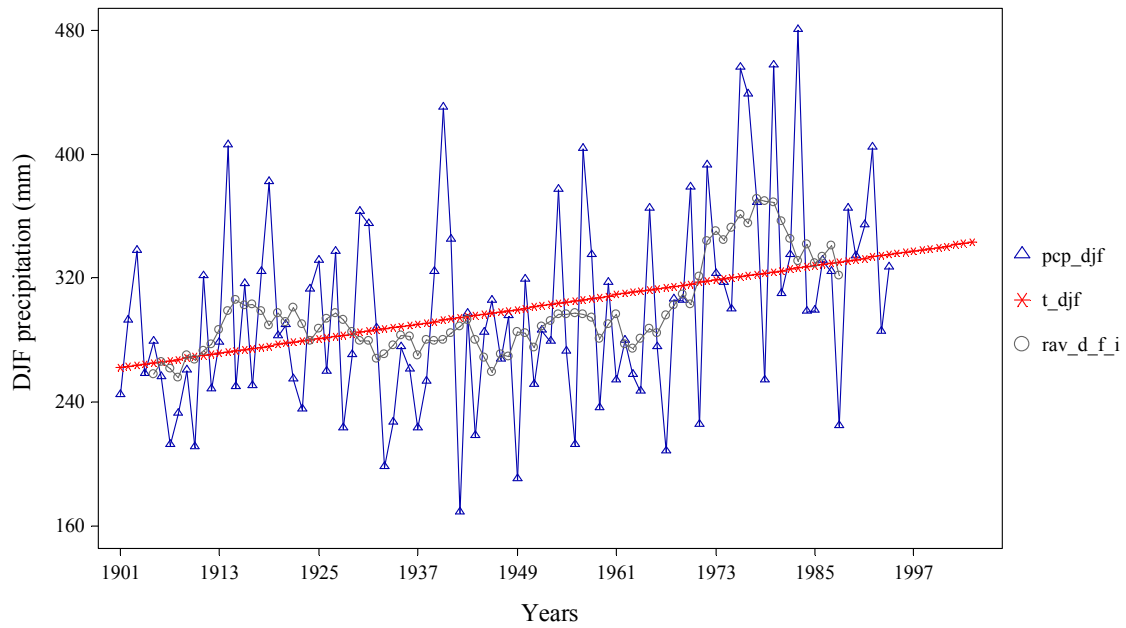


Figura 3. Precipitación regional durante el verano (diciembre a febrero) (datos del IPCC) y tendencia lineal. Pcp_djf es la precipitación durante el verano; t_djf es la tendencia lineal; rav_d_f_i es el promedio móvil de 5 años.

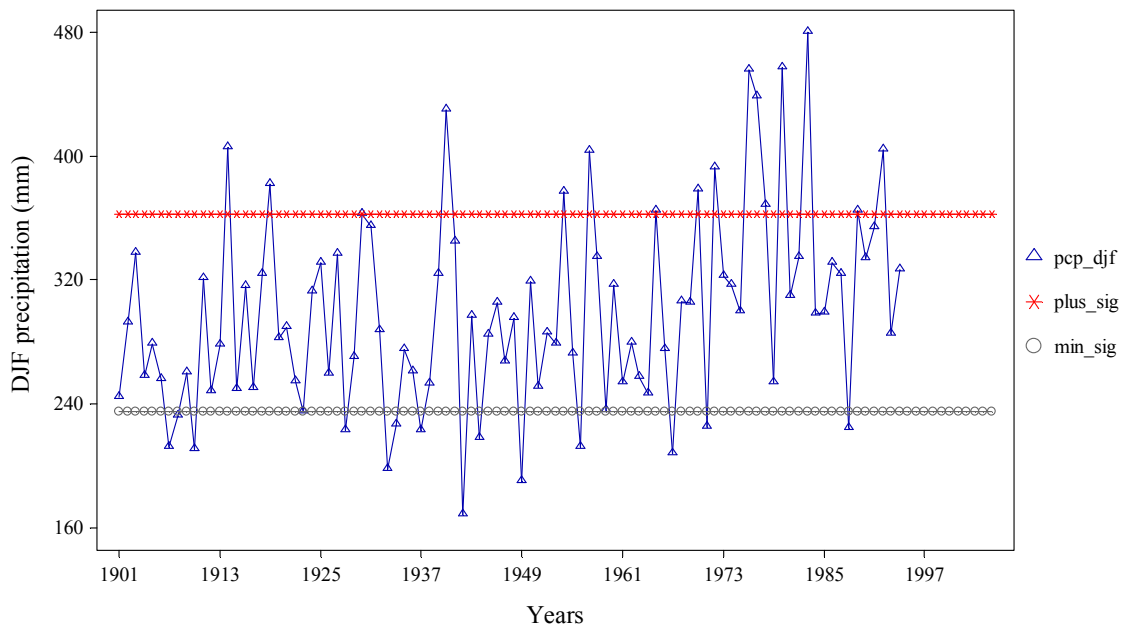


Figura 4. Variabilidad de las precipitaciones en el verano (diciembre a febrero) para la región sur de Córdoba (datos del IPCC). Pcp_djf es la precipitación durante el verano; plus_sig y min_sig representan \pm una desviación estándar respectivamente.

Como ya se ha explicado anteriormente, existe la hipótesis de que el calentamiento global produce un aumento del contenido de humedad atmosférica, siendo esta una condición que puede favorecer la ocurrencia de episodios de lluvias más intensas, como ya se vienen observando en muchas partes del mundo (Karl *et al.*, 1995; Trenberth, 1999; BAMS, 2006). Trabajando a nivel regional Seiler & Vinocur (2006a), analizaron los posibles cambios en la ocurrencia de lluvias máximas de un día asociadas al cambio y a la variabilidad climática, en cuatro localidades del sur de la provincia de Córdoba (Río Cuarto, Laboulaye, Pilar y Marcos Juárez). Como resultado de ese análisis preliminar visualizaron la existencia de cambios en la característica de las precipitaciones, reflejados en aumentos de los niveles de precipitaciones máximas en el norte y centro de la región estudiada. Los incrementos de precipitación parecen estar en favor de niveles más altos de precipitación, tal el caso de valores de recurrencia de una vez cada cinco años, mientras que las tendencias sugieren una disminución de niveles de lluvia más bajos, como los de recurrencias anuales (Figs. 5, 6, 7 y 8).

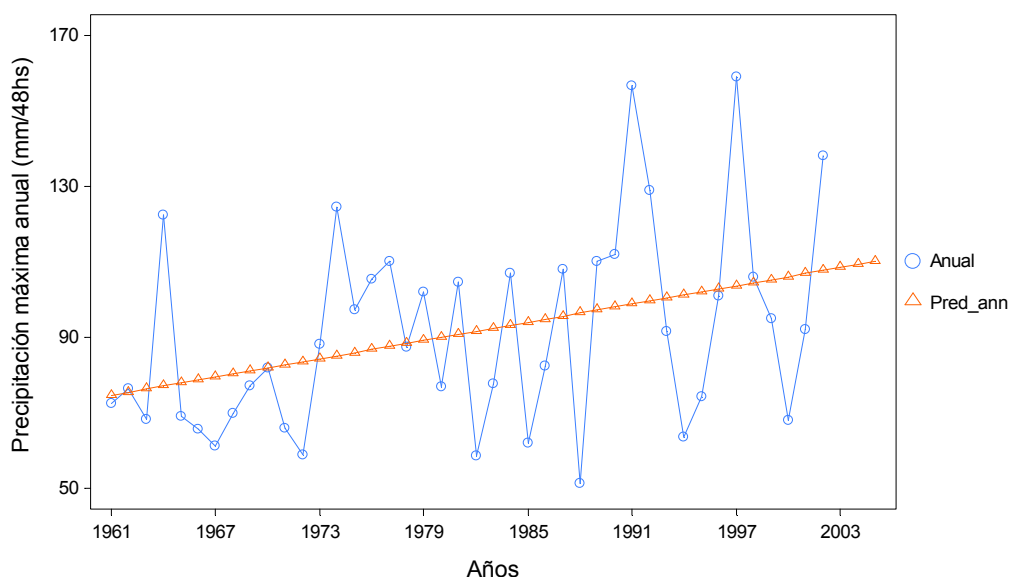


Figura 5. Lluvias máximas diarias anuales ocurridas en Pilar (○ Anual) y tendencia lineal (△ Pred_ann).

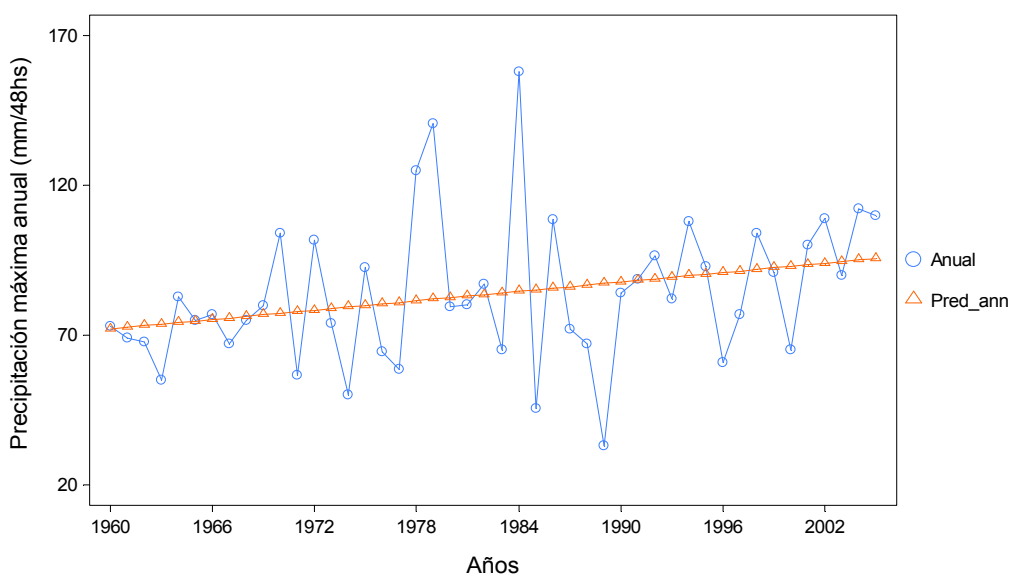


Figura 6. Lluvias máximas diarias anuales ocurridas en Río Cuarto (○ Anual) y tendencia lineal (△ Pred_ann).

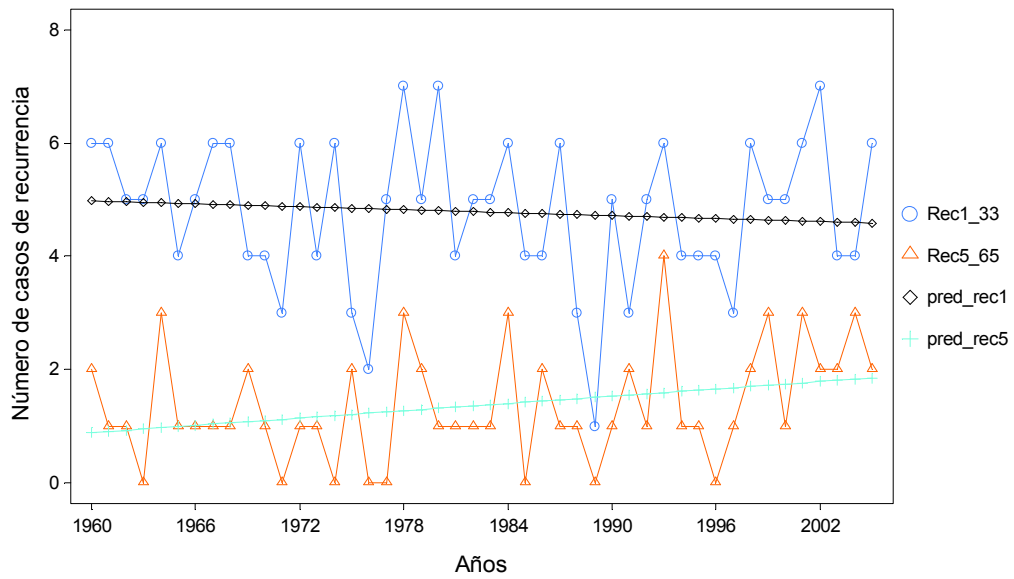


Figura 7. Frecuencia de ocurrencia de niveles de precipitación con período de recurrencia de uno (Rec1_33) y cinco (Rec5_65) años en Río Cuarto y sus respectivas tendencias lineales (pred_rec1; pred_rec5).

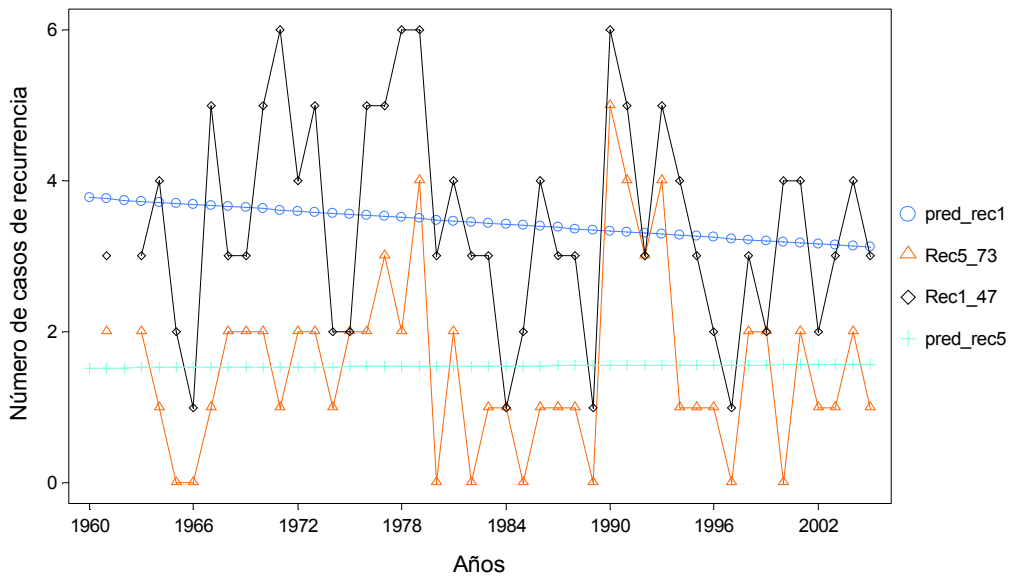


Figura 8. Frecuencia de ocurrencia de niveles de precipitación con período de recurrencia de uno (Rec1_47) y cinco (Rec5_73) años en Marcos Juárez y sus respectivas tendencias lineales (pred_rec1; pred_rec5).

3.2.2. Sequías

Relacionado con las lluvias y con un escenario de cambio climático y de variabilidad climática, las sequías son una de las adversidades climáticas de mayor impacto en el ciclo del agua y en las economías regionales con fuerte componente de la producción agropecuaria. Una sequía

agrícola puede ser entendida como un intervalo de tiempo, generalmente meses o años, durante el cual la disponibilidad de humedad de una región disminuye consistentemente por debajo de un nivel climático adecuado de disponibilidad de agua, afectando adversamente la producción de los cultivos o el rango de productividad (Quiring & Papakkryiakou, 2003). Si bien conceptualmente el fenómeno puede quedar claramente establecido, las sequías son difíciles de detectar y de medir, por lo que las investigaciones en torno de las mismas se han dirigido hacia el desarrollo de índices que permitan una caracterización más objetiva de sus parámetros.

Seiler & Rotondo (2006) analizaron las características de las sequías ocurridas en los últimos veinte años en el sur de la provincia de Córdoba mediante el uso del Índice Estandarizado de Precipitación (ISP). El ISP (McKee *et al.*, 1993, 1995), ha sido comparado con otros índices de sequía y aplicado con éxito en numerosos trabajos de evaluación de sequías (Quiring & Papakkryiakou, 2003; Kenyatash & Dracup, 2002; Rotondo, 2004; Seiler & Bressan, 2002/03). Este Índice tiene un número de ventajas importantes sobre otros índices de sequía tales como el de ser más simple de calcular, más fácil de entender, invariante espacialmente y aplicable a distintas escalas de tiempo (Guttman, 1998). Esta versatilidad permite al ISP evaluar las disponibilidades de agua en el corto plazo, tal como la humedad de suelo útil para la agricultura y también en períodos largos, capaces de afectar las freáticas o subsuperficiales y los ríos, lagos, etc. Los índices de intervalos cortos - uno, tres, seis y nueve meses - son indicadores de la tendencia estacional mientras que un ISP por ejemplo de doce meses, representa un intervalo transicional entre estos y las tendencias de largo plazo representadas por el ISP de 24 y 48 meses. Entender como los ISP en distintas escalas detectan, evalúan y describen las sequías históricas es clave para reconocer y desarrollar disparadores en un sistema operacional de monitoreo de sequías futuras (Hayes *et al.*, 2000).

Dentro de la región, la caracterización de las sequías ocurridas en Río Cuarto y en Marcos Juárez muestra tres períodos de sequía de largo plazo en veinte años (Figs. 9 y 10). Estos corresponden al fin de la década del 80 e inicios de la del 90; otro a mediados de la década del 90 y un tercero reciente en el 2003, sólo detectado en Río Cuarto. Cada uno de los períodos de sequía muestra, en uno y otro lugar, distintas características de duración, de intensidad extrema y de condiciones medias de severidad. En general las sequías analizadas por un ISP de intervalo más largo (e.g. ISP-24) tienden a ser menos y de mayor duración. La variabilidad del ISP de dos escalas de tiempo, tres y 24 meses respectivamente (ISP-3, ISP-24) analizadas conjuntamente (Figs. 9 y 10), permite detectar el comienzo de las sequías y el desarrollo de las mismas. Además, el ISP de escala de tres meses indica períodos de corto plazo de humedad o de sequía inmersos dentro de un ciclo más largo de humedad, o de sequía respectivamente, los que son caracterizados por el ISP de mayor escala. Por ejemplo, se observa claramente que la sequía de 1996/97 en Río Cuarto, aunque de menor duración y menos severa que en Marcos Juárez, estuvo acompañada casi permanentemente por períodos de sequía de corto plazo. Marcos Juárez en el mismo período se correspondió con una mayor alternancia de períodos cortos húmedos y secos, indicados por el ISP-3 (Seiler & Rotondo, 2006).

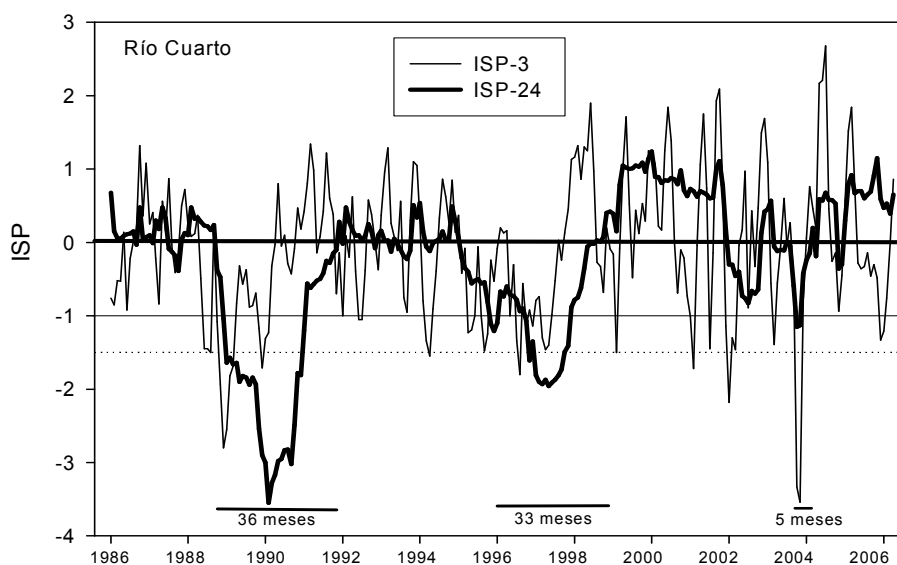


Figura 9. Sequías en Río Cuarto analizadas mediante ISP-3 y ISP-24 (barras horizontales indican duración de periodos de sequía).

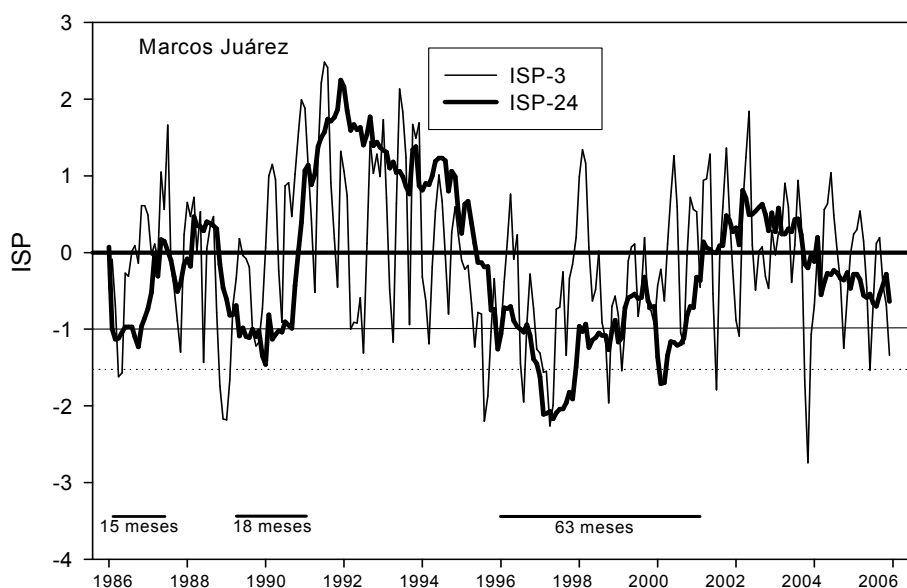


Figura 10. Sequías en Marcos Juárez analizadas mediante ISP-3 y ISP-24 (barras horizontales indican duración de periodos de sequía).

3.2.3. Inundaciones

Las inundaciones, como las tormentas intensas o las sequías severas, son fenómenos climáticos con frecuencias variables que afectan numerosas regiones del mundo. Del mismo modo Argentina es afectada por este tipo de fenómeno, las cuales dependiendo de la intensidad producen fuertes alteraciones en el ciclo normal regional del agua a la vez que afectan el desarrollo local y

regional en las áreas de riesgo. Si bien es difícil estimar con precisión daños y costos físicos asociados con las inundaciones, producto de las diferentes afectaciones según los sectores, no caben dudas que los mismos son generalmente altos, siendo mayores aún si a estas pérdidas económicas se le agregan los costos sociales y del medioambiente.

La recurrencia de las inundaciones, principalmente en aquellas áreas de riesgo, deben enfatizar la idea de que las inundaciones son una característica normal del clima y que sus impactos provienen no sólo de los efectos directos del fenómeno físico, sino también de la vulnerabilidad de la sociedad afectada (Wilhite & Hayes, 1998).

Un ejemplo de caso sobre las inundaciones, es la ocurrencia temporaria de las mismas en el sur de la provincia de Córdoba en una cuenca que abarca también lugares del sur de Santa Fe y noroeste de Buenos Aires. Durante los últimos 25 años ocurrieron tres grandes episodios de este tipo, con fuerte impacto en las producciones, en los componentes del ciclo del agua y en la evolución socio-económica de las áreas afectadas, esto por varios años luego de cada evento. Seiler *et al.* (2002) utilizando también el ISP (McKee *et al.*, 1993, 1995) pero para condiciones de humedad, desarrollaron un estudio para la región sur de Córdoba, probando la potencialidad del mismo para el seguimiento de las condiciones de humedad del suelo y la generación de alertas tempranas del fenómeno (Fig. 11).

3.2.4. Fenómeno del Niño

En la interacción cambio climático, variabilidad climática y el ciclo del agua no es menos importante el impacto del Niño Oscilación del Sur (ENOS). El Niño es una parte de un ciclo multianual de interacción entre el océano Pacífico tropical y la atmósfera (WMO, 1995), que ha sido reconocido como uno de los controles de la variabilidad de las precipitaciones. El fenómeno ENOS incluye dos fases extremas del Océano: una caliente (El Niño) y otra fría (La Niña), que afectan la circulación atmosférica, modifican el patrón normal de la presión atmosférica, las lluvias tropicales y los vientos y generan cambios en las condiciones meteorológicas alrededor del mundo (Ropelewski & Halpert, 1989; NOAA, 1997). Los años en que no se manifiestan esos extremos son referidos como años Neutros.

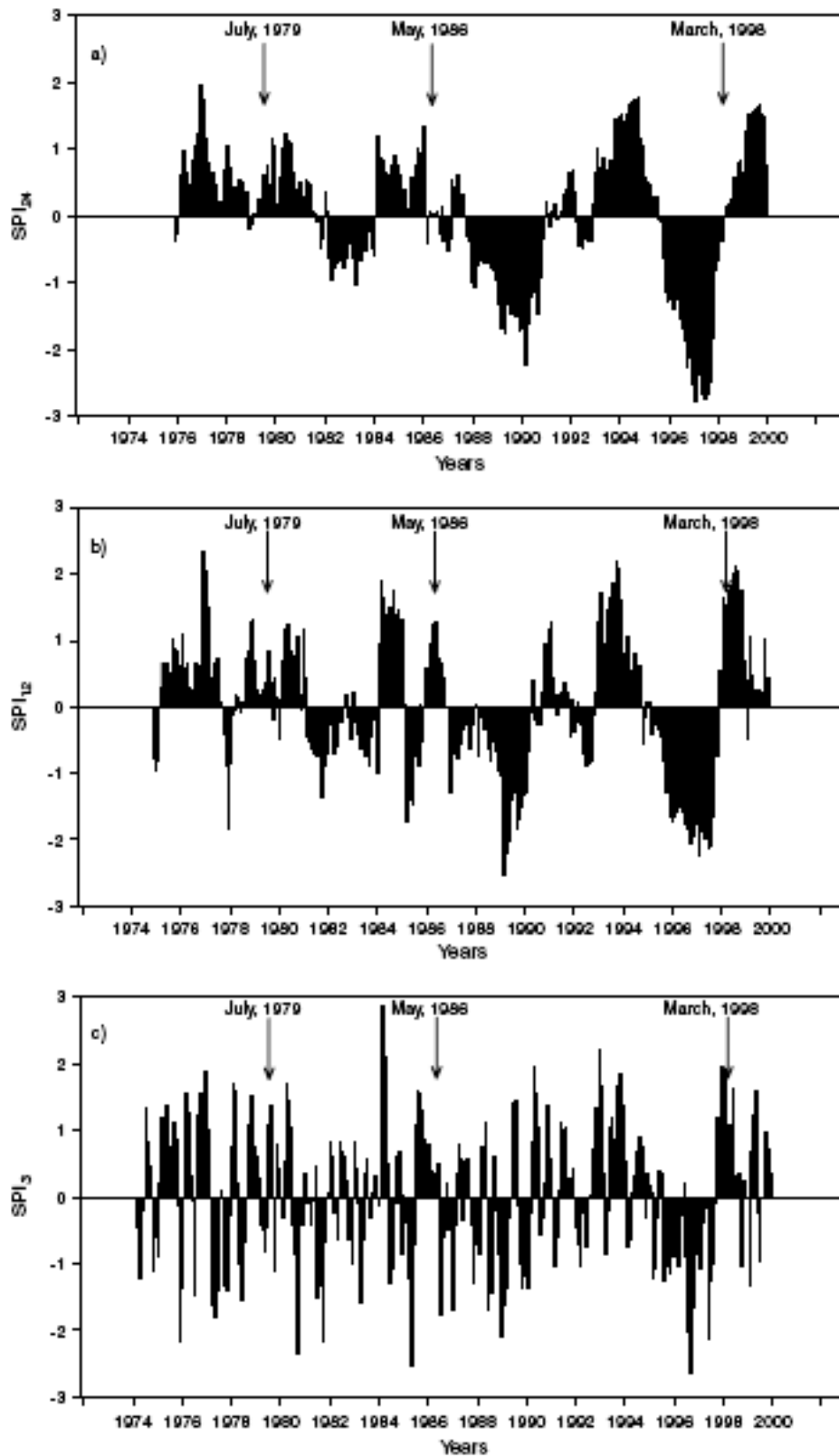


Figura 11. Valores de ISP para Laboulaye calculados con la serie de lluvias 1974-99 para períodos de a) 24 meses (SPI24); b) 12 meses (SPI12); c) 3 meses (SPI3) y fechas de ocurrencia de inundaciones (flechas) (Seiler *et al.*, 2002).

En el área agrícola principal de Argentina los eventos Niño se asocian con una mayor probabilidad de valores de precipitación por encima de la mediana durante el período octubre - febrero, mientras que valores más probables por debajo de la misma son característicos de las fases frías (Niñas) (Messina *et al.* 1999; Ropelewski & Halpert, 1989). Seiler & Kogan (2002), trabajando con índices AVHRR derivados de datos de satélites NOAA, encontraron diferencias significativas en la respuesta de la vegetación y los cultivos en el sur de la provincia de Córdoba, en años Niño y Niña, reflejando esto una diferencia en la cantidad de lluvias en uno y otro caso. Aunque para la región centro-este de Argentina se encontró una fuerte señal entre el fenómeno Niño y las precipitaciones del período noviembre - enero (Ropelewski & Halpert, 1989; Podesta *et al.*, 1999). Ropelewski & Halpert (1996) y Tanco & Berri (1996) observaron una asociación de las anomalías negativas de las lluvias más fuerte con los eventos Niña que Niño. Seiler & Vinocur (2004) analizando la región sur de Córdoba, no encontraron una señal clara de incremento de lluvia en años Niño comparados con Neutros, mientras que hallaron una fuerte señal durante los años Niña analizados. Esto implicaba una significativa reducción de las lluvias respecto de años Neutros, en el oeste de la región estudiada en casi todas las estaciones del año y reducciones en el período noviembre - diciembre en el este de la misma. Kane (1999), aunque trabajando para otras zonas de América del Sur, llama la atención sobre efectos locales o de diferentes mecanismos posibles de interferir las relaciones generales esperadas entre el ENOS y la variabilidad de las lluvias, que podrían ser la causa de los resultados anteriormente citados.

El conocimiento de los patrones climáticos en diferentes escalas de tiempo y de espacio y las características de ocurrencia de distintos fenómenos como los analizados, a la vez que los impactos humanos y ecológicos, son esenciales para un manejo sustentable del agua en el mundo. Parte de los problemas para un trabajo en este sentido radica en la falta de una adecuada interacción entre los especialistas del agua y de la comunidad climática entre otros. Antecedentes recientes en este sentido (Kabat *et al.*, 2003; Kabat & van Schaik, 2003) permiten tender puentes entre ambas áreas del conocimiento tanto a nivel local como global. Estos intentos además de concientizar sobre las problemáticas relacionadas y las potenciales soluciones, permitirán movilizar procesos sociales y políticos conducentes a la adopción de eventuales estrategias de manejo para la disminución de impactos.

4. Vulnerabilidad y Adaptación

4.1. Vulnerabilidad

De acuerdo al IPCC (2001b), “vulnerabilidad” es el nivel al cual un sistema es susceptible a, o incapaz de, enfrentar los efectos adversos del cambio climático, incluida la variabilidad climática y los fenómenos extremos. La vulnerabilidad en este caso es función del carácter y de la magnitud de los cambios del clima, así como también del grado de exposición del sistema, de la sensibilidad del mismo a los fenómenos adversos y de su capacidad de adaptación a los cambios. La vulnerabilidad puede también ser definida como la característica de una persona, de un grupo o componente de un sistema natural, en término de su capacidad para resistir, para recuperarse, para anticiparse o para enfrentar los impactos de un evento adverso (Downing *et al.*, 1999).

La variabilidad climática, el cambio climático y la variación natural del clima, en interacción con el aumento de la población, con los cambios en el uso de la tierra y con el desarrollo económico el cual está muchas veces asociado con sobre uso y contaminación de las fuentes de agua en muchas partes del mundo, han aumentado la vulnerabilidad de las sociedades a las variaciones de la disponibilidad del recurso agua; vulnerabilidad que es también incrementada por el mayor riesgo de los eventos extremos.

Las regiones semiáridas pertenecen a las áreas más vulnerables del planeta, siendo la escasez de agua y la alta variabilidad de las precipitaciones las mayores contribuyentes de esa vulnerabilidad. En las mismas se ha observado que la irregularidad recurrente de sequías severas entre otras adversidades, desencadenan migraciones masivas desde las áreas rurales hacia los centros urbanos o regiones más favorables. Estas áreas cubren un tercio de la tierra y albergan el 20% de la población, cuyos indicadores socio-económicos muestran condiciones de vida por debajo de la media del mundo, situación que sumada a controles del clima hacen más marcada la vulnerabilidad. Un camino hacia el desarrollo sustentable de estas regiones debe necesariamente abarcar la comprensión de las interacciones entre la disponibilidad del agua, la vulnerabilidad de las regiones y las posibles medidas o planes de adaptabilidad (PIK, 1997).

Las implicancias socio-económicas de impactos climáticos y no climáticos en la disponibilidad y demanda de agua, así como en la prevención de desastres, dependerán en gran medida de la capacidad de manejo del sistema agua, para adaptarse a los cambios y para eliminar ineficiencias. Los servicios hidrológicos, las agencias encargadas del agua, los proveedores, deberán evaluar la vulnerabilidad de los sistemas agua ante futuros cambios de clima, más grandes o rápidos que los ya documentados.

Durante los últimos 50 años el considerable incremento de la productividad agrícola ha protegido al mundo de escasez de alimentos y del peligro de hambrunas de masas. La gestión del agua, tanto en la agricultura de secano como en la de regadío, fue decisiva para lograr ese incremento, como uno de los principales elementos además de la aplicación de variedades de gran rendimiento, que contribuyeron a incrementar la productividad, alrededor del 100 por ciento desde 1960. Sin embargo, a pesar del incremento en la producción agrícola y de la disminución del precio de los alimentos, la tarea de proveer seguridad alimentaria a todos los habitantes del planeta es todavía incompleta. Existe todavía mucha desnutrición en regiones denominadas de “agua económicamente escasa” (IWMI, 2000), lo cual significa que existiendo agua disponible en la naturaleza, a veces abundantemente, no se ha desarrollado el aprovechamiento para uso humano y productivo. La comunidad agrícola visualiza el incremento del riego como un imperativo para reducir internacionalmente el hambre y la pobreza. Ante este escenario y para cubrir esas demandas, a partir de una mayor producción y más eficiente, distintas organizaciones (FAO, 2002, 2003; IWMI, 2000) presentan proyecciones de incremento de área irrigada y de necesidades de agua para el 2025 para compensar aquellas falencias. A manera de ejemplo, el Instituto Internacional de Manejo del Agua (IWMI), estima un crecimiento necesario del área irrigada en un 29%, con un 17% de aumento de la demanda de agua para la agricultura. Estas estimaciones para cubrir las necesidades de las futuras generaciones y reducir la desnutrición, con un uso eficiente del agua, permitieron generar un mapa de escasez proyectada de agua para el mundo para el 2025, tal como se presenta en la Figura 12. Esta distribución geográfica de la futura escasez representa una guía general para priorizar esfuerzos en beneficio de un uso más eficiente del agua como recurso escaso y también para el desarrollo de infraestructuras necesarias a partir de las situaciones actuales.

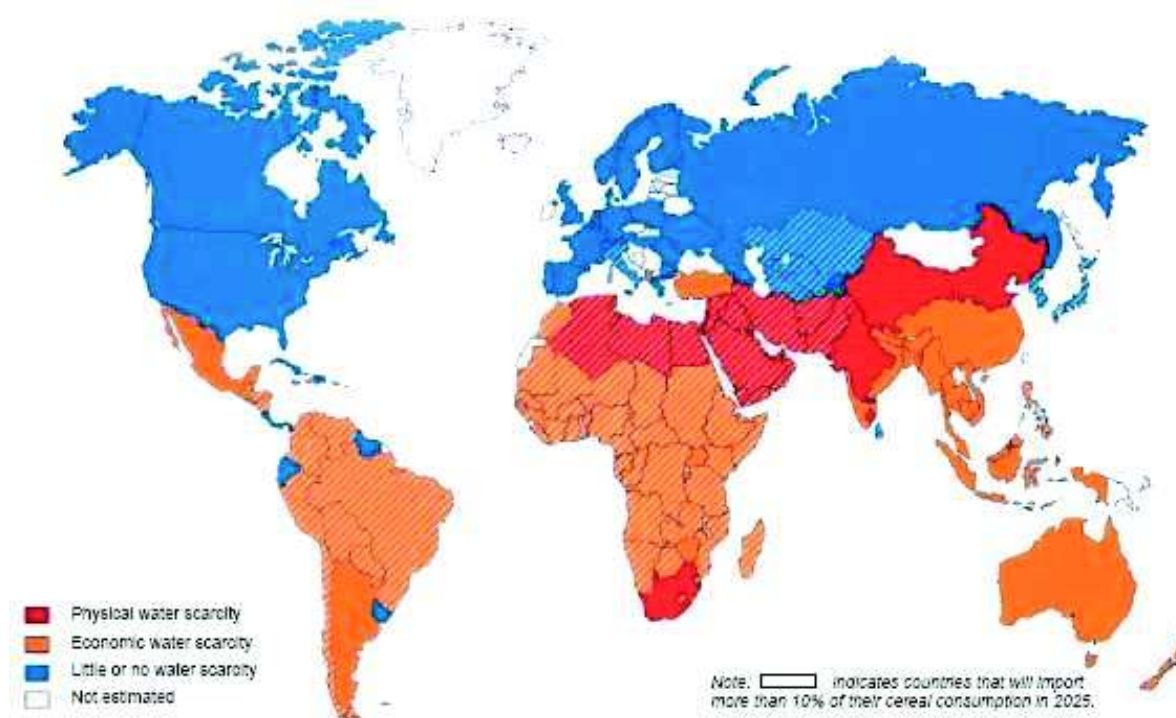


Figura 12. Escasez de agua proyectada para el año 2025 (basado en Seckler *et al.*, 1998; Dow *et al.*, 2005). Rojo y rojo rayado: Países con *escasez física de agua*¹, en los cuales la futura demanda de agua será mayor al 50% de los recursos hídricos actuales disponibles; Naranja y naranja rayado: Países con *escasez económica de agua*², en los cuales la futura demanda superará en más de un 25% a la demanda correspondiente al año 1990; Azul: Países con leve (demanda menor al 25% de la demanda de 1990) o sin escasez de agua.

4.2. Adaptación

El Panel Intergubernamental sobre Cambio de Clima (IPCC) define “adaptación” como los ajustes en el sistema ecológico, social o económico en respuesta a los estímulos climáticos actuales o esperados y sus efectos (Smit *et al.*, 2001). Esto incluye ajustes ante los daños moderados (que no significan pérdida total) o los posibles beneficios aprovechables de la variabilidad climática actual, así como de un cambio climático previsto. Adaptación puede significar una acción específica y puntual, como también un cambio sistemático capaz de disminuir el riesgo de la variabilidad climática y de los fenómenos extremos. Puede ser una reforma institucional que permita revisar los derechos de los usuarios de tierras y agua a los fines de crear incentivos para el mejor manejo de esos recursos. Adaptación es también un proceso y como tal la concepción más importante es la posibilidad de intervenciones públicas para la formulación de políticas y acciones de beneficios perdurables (Leary *et al.*, 2007).

Los próximos 30 años plantearán nuevos desafíos y la necesidad de diseñar estrategias de adaptación. Con el crecimiento demográfico, que se estima alrededor de 8300 millones de personas para el año 2030 (FAO:AG21), la agricultura tendrá que adaptarse a la modificación de las pautas de

¹ Escasez física de agua: aquellos países en los cuales no existirá suficiente agua para cubrir las demandas agrícolas, domésticas, industriales y ambientales. Estos países deberán invertir en plantas de desalinización, reducir el uso agrícola del agua y transferirla a otros sectores, y/o importar más alimentos (Dow *et al.*, 2005).

² Escasez económica de agua: aquellos países que pueden tener suficientes recursos hídricos pero enfrentarán severos problemas financieros y de capacitación (carecen de recursos económicos y humanos) para cubrir sus requerimientos.

la demanda de alimentos, combatir la inseguridad alimentaria y la pobreza en las zonas rurales de muchas regiones del mundo y competir por los escasos recursos hídricos con otros usuarios. Para satisfacer esta creciente demanda será necesario ajustar diversas prácticas de gestión del agua tendientes a incrementar la productividad, promover un acceso equitativo al agua y conservar los recursos básicos. A partir de la modernización de la infraestructura de riego y de las instituciones pertinentes, se debe proponer una estrategia para reinventar la gestión del agua en el sector agrícola, con la plena participación de los usuarios del agua en la distribución de los costos y de los beneficios y con el impulso a una mayor inversión y más eficiente en sectores decisivos de la cadena de la producción agrícola.

La producción de alimentos necesitará incrementarse un 60% para cerrar las brechas de la nutrición, atender el crecimiento de la población y adaptarse a los cambios alimentarios de los próximos 30 años. Se prevé un incremento de la extracción del agua para la agricultura del 14% en ese período, lo que representa una tasa anual de crecimiento del 0.6%, en comparación con el 1.9% del período 1963-1999. Gran parte del incremento corresponderá a las tierras cultivables bajo riego cuya expansión mundial se prevé de dos millones de km² a 2.42 millones km².

En otro estudio en los cuales se examina como los agricultores pueden adaptarse al cambio climático aumentando el riego, Fischer *et al.* (2007) determinaron que para el 2080, el aumento de la temperatura producirá un 45% de incremento neto en la demanda de agua de riego para los cultivos como resultado de un aumento de los requerimientos hídricos diarios por las altas temperaturas y por calendarios de cultivos más extendidos en zonas templadas y subtropicales. Sin embargo los investigadores esperan que la eficiencia del riego aumente alrededor de un 20% por lo cual la extracción de agua para la agricultura podría incrementarse solamente en un 25%.

Rosenzweig *et al.* (2004) en un estudio internacional sobre el agua disponible para la agricultura en un contexto de cambio climático encontraron para la cuenca del río Paraná, que proyecciones para el 2020 muestran poco cambio en la disponibilidad de agua para la agricultura aunque puede haber una disminución del 18% en la confiabilidad del sistema (porcentaje de años en los cuales la demanda de agua es cubierta por la oferta) si la superficie bajo riego aumenta. En el caso de esa cuenca, falencias en las sub-cuencas pueden ser compensadas por aportes de los ríos principales. En general ese estudio determinó que los incrementos en la demanda de agua para la población, industria y agricultura y los potenciales cambios en la oferta como resultado del cambio climático pueden ser cubiertos si se logran mejoras en la tecnología de cultivos, riego y drenaje, un mejor manejo del agua (como el aumento en el uso de los mercados del agua y medidas para el control de la demanda) y adecuadas inversiones.

5. Manejo integrado del agua frente al cambio climático y a la variabilidad climática

El deterioro del ambiente producido por el hombre o por causas naturales, origina a su vez un incremento de los desastres por la incapacidad del mismo de atenuar el impacto de distintos fenómenos relacionados con el agua. Así por ejemplo, las inundaciones se hacen presentes y se tornan más perjudiciales donde la deforestación y la erosión del suelo impiden una adecuada infiltración del agua y la disminución de la escorrentía superficial. El drenaje de humedales con fines de aprovechamiento de las tierras para la agricultura (de los ya se perdieron el 50% durante el siglo veinte) y la disminución de la evapotranspiración causan otras perturbaciones en los sistemas naturales con graves repercusiones sobre la futura disponibilidad de agua (UNESCO-WWAP, 2003). El deterioro y escasez de recursos y en general las condiciones sociales de pobreza interaccionan fuertemente con el recurso agua, resultando esas comunidades pobres las más afectadas sea por localización geográfica en zonas marginales inundables, contaminadas o con escaso suministro de agua. Otro aspecto son los efectos negativos graves sobre los ecosistemas, provocados por la

reducción del agua disponible ya sea en cantidad, en calidad, o ambas. A pesar de que el medio ambiente tiene una capacidad natural de tolerancia, si esta se sobrepasa, los medios de subsistencia disminuyen, las fuentes naturales de alimentos (por ejemplo, los peces) se deterioran y la biodiversidad se pierde (UNESCO-WWAP, 2003).

Los cambios en el clima representan otra de las amenazas para el recurso agua; el clima en sí mismo puede ser significativamente alterado por múltiples factores a la vez que por cambios en el recurso agua. Las inundaciones, las sequías, la escasez de agua y la contaminación son actualmente problemas acuciantes en muchas regiones del mundo, pudiendo la importancia de los mismos ser aún mayor en un futuro cercano bajo el contexto de cambio climático y de variabilidad climática.

Dado la interrelación e importancia de los distintos variables señaladas, estas deben ser parte de una agenda de tratamiento permanente de los países o regiones, en la que también debieran incluirse otras consideraciones como por ejemplo los cambios en el uso del agua resultado de nuevos factores económicos, la evolución de las demandas ecológicas de agua, el manejo integrado y racional de la disponibilidad y distribución de los recursos hídricos. Todas estas cuestiones deben ser consideradas bajo distintas escalas de tiempo y escenarios climáticos y en relación con los factores sociales, económicos y ambientales que los afectan. Otra consideración necesaria es que, dado la complejidad de los sistemas involucrados el abordaje de la problemática requiere de un enfoque integral y desde equipos multidisciplinarios (IAHS, 2006). Una presentación esquemática de esta complejidad es dada por Pielke (2004) (Fig. 13), quién asocia la interacción de distintos factores que pueden hacer vulnerables los recursos hídricos.

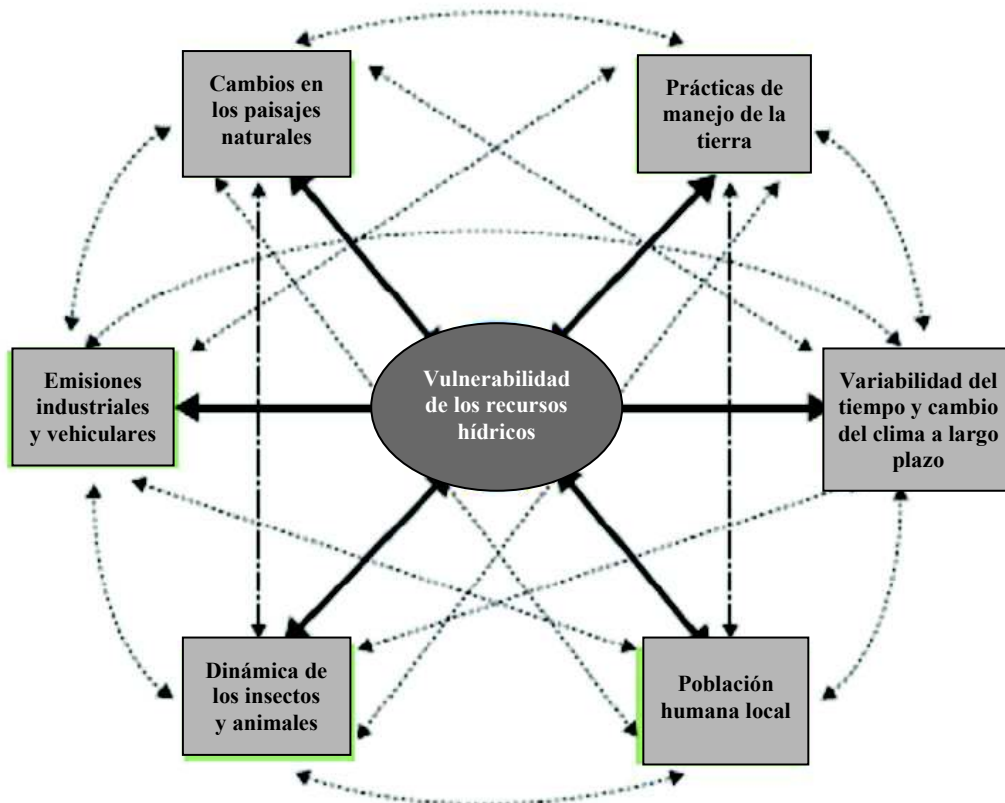


Figura 13. Relación entre la vulnerabilidad de los recursos hídricos y el espectro de fuerzas medioambientales y retroalimentación (Adaptada de Pielke, 2004). Las flechas indican interacciones no lineales entre y dentro de los forzantes naturales y humanos.

La aplicación de un enfoque sistémico a la planificación, manejo y operación de los recursos hídricos ha sido establecida como una de los avances más importantes en el campo de la ingeniería de los recursos hídricos (IAHS, 2006). Herramientas para la gestión del agua que incorporen la comprensión del sistema acoplado tierra-atmósfera son necesarias para representar y entender con precisión el impacto de la dinámica del clima y las características de la superficie terrestre sobre el desarrollo de los recursos hídricos. Estas herramientas deben considerar no sólo el escenario actual sino también escenarios futuros caracterizados por el cambio climático y por la intensificación de las actividades humanas.

Una comprensión integradora del transporte del agua y sustancias químicas entre el agua superficial (ríos, lagos y flujos relacionados con la precipitación, nieve y hielo que afectan la recarga y descarga del agua subterránea) y el agua subterránea y su efecto sobre los procesos biológicos, es esencial para mejorar el manejo de los recursos superficiales y subterráneos y para proteger la funcionalidad de los ecosistemas asociados. El intercambio hidrológico entre ambos es crítico para el mantenimiento de la biodiversidad y de las funciones ecológicas tanto de los ríos como del agua subterránea. Actualmente existe una sobreexplotación y contaminación de los sistemas hidrológicos superficiales y subterráneos y aunque grandes recursos económicos han sido destinados a la recuperación de los flujos superficiales, las consecuencias ecológicas y los beneficios potenciales de estas medidas se ven enmascarados por la falta de consideración en su diseño, de medidas tendientes a mejorar la conectividad ecológica de estos dos sistemas (IAHS, 2006).

La gestión integrada de los recursos hídricos (GIRH) es un proceso que fomenta el desarrollo y gestión coordinados de los recursos agua, tierra y otros asociados con el objetivo de optimizar de un modo equitativo los beneficios socioeconómicos resultantes sin menoscabo de la sustentabilidad de los ecosistemas vitales (GWP-TAC, 2000). Este enfoque considera que los diferentes usos del agua (medio ambiente, agrícola, consumo humano y sanidad) son interdependientes y deben ser tratados como tales (Pimentel *et al.*, 2004). Este manejo integrado es ahora más importante que antes debido a la creciente presión sobre la limitada cantidad de agua que existe en la Tierra por el crecimiento de la población, la actividad económica y la intensificación de la competencia entre los usuarios del agua a lo cual se suma el cambio climático.

Una estrategia de GIRH puede constituir una herramienta útil para abordar retos de desarrollo específicos (e.g. control de inundaciones, eliminación de enfermedades transmitidas por el agua, etc.) y optimizar la utilización del agua en la consecución de objetivos sociales, económicos y ambientales (e.g. la reducción de los niveles de pobreza, el afianzamiento del suministro de alimentos, la protección de los ecosistemas, etc.) (GWP-TAC, 2000). La transición a un manejo integrado implica considerar que los recursos hídricos que fueron manejados localmente, sectorialmente o regionalmente, necesitarán ser combinados en un enfoque integrado de las cuencas hídricas incluyendo también las cuencas fluviales transfronterizas, los entornos costeros y marinos adyacentes. También deberá tenerse en cuenta la integración del manejo del agua con estrategias de adaptación al cambio climático; nuevos métodos para resolver conflictos en el uso de este recurso; manejo de información más avanzada; métodos innovadores para el diseño de la infraestructura hídrica como por ejemplo un mejor manejo del agua almacenada y de la distribución del agua para sus distintos usos. En la formulación de esta estrategia deberán implicarse los ministerios de gobierno e instituciones relacionadas, encargadas de los aspectos del suministro doméstico de agua y alcantarillado, irrigación, agricultura, salud, etc., así como agencias, organismos y servicios públicos relacionados con el agua siendo imprescindible la participación de los usuarios – comunidades, sociedad civil y organizaciones del sector privado- y especialmente las mujeres y los sectores de menores recursos. Asimismo es necesario crear una mayor “conciencia sobre el agua” cuando se definen políticas económicas y para los sectores relacionados con ella, estableciendo canales de comunicación más eficaces que promuevan el diálogo y la participación en la toma de decisiones de los distintos sectores (GWP-TAC, 2000). La consecución de este enfoque creará puentes entre la ciencia y la política asegurando la

implementación de las estrategias de adaptación necesarias para disminuir los efectos del cambio y la variabilidad climática sobre los recursos hídricos.

6. Bibliografía

- BAMS. 2006. Extreme rainfall "More frequent in parts of United Kingdom". Nowcast. Bull. Am. Met. Soc. 87:1472-1473
- Baver, L.D., W.H. Gardner & W.R. Gardner. 1972. Soil physics. 4th edition. John Wiley & Sons, Inc. New York, London, Sydney, Toronto. 497 p.
- Chiotti, Q.P., & T. Johnston. 1995. Extending the boundaries of climate change research: a discussion on agriculture. J. Rural Studies 11:335-350.
- Dow, K., E. Carr, A. Douma, G. Han & K. Hallding. 2005. Linking water scarcity to population movements: from global models to local experiences. Stockholm Environment Institute. 28 p.
- Downing, T.E., M.J. Gawaith, A.A. Olsthoorn, R.S.J. Tol & P. Vellinga. 1999. Introduction. *In: Climate change and risk*. T.E. Downing, A.A. Olsthoorn & R.S.J. Tol (eds.). Routledge, London, United Kingdom. pp. 1-19.
- Falkenmark, M. & J. Rockström. 2004. Balancing water for humans and nature: The new approach in ecohydrology, Reino Unido, Earthscan. 247 p.
- FAO:AG21. 2003. Gestión del agua: hacia el 2030. Revista Enfoques Agricultura 21. <http://www.fao.org/ag/esp/revista/0303sp1.htm>
- FAO. 2002. Crops and drops: Making the best of water for agriculture. FAO, Rome, Italy.
- FAO. 2003. Unlocking the water potential of Agriculture. FAO, Rome, Italy. 70 p.
- Fischer, G., F.N. Tubiello, H. van Velthuisen & D.A. Wiberg. 2007. Climate change impacts on irrigation water requirements: effects of mitigation 1990-2080. *Technological Forecasting & Social Change. En prensa.*
- Gleick, P.H. (ed.). 1993. Water in crisis: A guide to the world's freshwater resources. Oxford University Press. New York. 504 p.
- Guttman, N.B. 1998. Comparing the Palmer drought index and standardized precipitation index. J. Am. Water Resour. Assoc. 34:113-121.
- GWP-TAC (Global Water Partnership Technical Advisory Committee). 2000. Integrated Water Resource Management. TAC Background Papers n° 4:71 p.
- Hack, J.J. & W.H. Schubert. 1990. Some dynamical properties of idealized thermally-forced meridional circulations in the tropics. Meteor. Atmos. Phys. 44:101-118.
- Hayes, M., M. Svoboda. & D.A. Wilhite. 2000. Monitoring drought using the standardized precipitation index. *In: Drought*, vol I. D. A. Wilhite (ed). Routledge. 396 p.
- IAHS. 2006. International Association of Hydrological Sciences Newsletter. NL85. March 2006. 16 p.
- IPCC. 2001a: Climate Change 2001. The scientific basis. Houghton, *et al.* (eds). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 881 p.

- IPCC. 2001b. IPCC Summary for policymakers Working Group II. *Disponible en:* http://www.grida.no/climate/ipcc_tar/wg2/index.htm
- IPCC. 2007. Summary for policy makers. *In* Climate Change 2007: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. S. Solomon, D. Qin & M. Manning (eds). *En prensa*
- IWMI. 2000. World water supplies and demand in 2025. *In* World water scenario analysis. World Water Council F. R. Rijsberman (ed). Marseille, France.
- Kabat, P., R.E. Schulze, M.E. Hellmuth & J.A. Veraart (eds). 2003. Coping with impacts of climate variability and climate change in water management: A scoping paper. DWC-Report no.: DWCSSO-01 International Secretariat of the Dialogue on Water and Climate, Wageningen, Netherlands. 100 p.
- Kabat, P. & H. van Schaik. 2003. Climate changes the water rules – How water managers can cope with today's climate variability and tomorrow's climate change. *In:* Dialogue on water and climate. B. Appleton (ed). Wageningen, Netherlands. 105 p.
- Kane, R.P. 1999. Rainfall extremes in some selected parts of central and South America: ENSO and other relationships re-examined. *Int. J. Climatol.* 19:423-455.
- Karl, T.R., R.W. Knight & N. Plummer. 1995. Trends in high frequency climate variability in the twentieth century. *Nature* 377:217-220.
- Kenyatash, J. & J. Dracup. 2002. The quantification of drought: An evaluation of drought indices. *Bull. Am. Met. Soc.* 83:1167-1180.
- Leary, N., I. Burton, J. Adejuwon, V. Barros, P. Batimaa, B. Biagini, S. Chinvanno, R.Cruz, D. Dabi, A. de Comarmond, B. Dougherty, P. Dube, A. Githeko, A. Abou Hadid, M. Hellmuth, R. Kangalawe, J. Kulkarni, M. Kumar, R. Lasco, M. Matak, M. Medany, M. Mohsen, G. Nagy, M. Njie, J. Nkomo, A. Nyong, B. Osman, E. Sanjak, R. Seiler, M. Taylor, M. Travasso, G. von Maltitz, S.Wandiga, & M. Wehbe. 2007. A stitch in time: General lessons from specific cases. *Libro en preparación.*
- Mc Kee, T.B., N.L. Doesken & J. Kleist. 1993. The relationship of drought frequency and duration to times scales. 8th Conference on Applied Meteorology. 17-22 January, Anaheim, California. pp. 179-184.
- Mc Kee, T.B., N.L. Doesken & J. Kleist. 1995. Drought monitoring with multiple time scales. 9th Conference on Applied Meteorology. 15-20 January, Dallas, Texas. pp. 233-236.
- Messina, C.D., J.W. Hansen & A.J. Hall. 1999. Land allocation conditioned on El Niño-Southern Oscillation phases in the Pampas of Argentina. *Agric. Sys.* 60:197-212.
- NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration). 1997. Climate conditions associated with the 1997-1998. El Niño: Impact and outlook. Special climate summary 97/3, 13 Nov. Washington, DC.
- Pidwirny, M. 2006. Fundamentals of physical geography. 2nd Edition. *Disponible en:* <http://www.physicalgeography.net/fundamentals/contents.html>
- Pielke, R.A.Sr. 2004. A broader perspective on climate change is needed. IGBP Global Change Newsletter. 59:16-19.
- PIK. 1997. Biennial report 1996 & 1997. Potsdam Institute for Climate Impact Research. 152 p.
- Pimentel, D., B. Berger, D. Filiberto, M Newton, B.Wolfe, E. Karabinakis, S.Clark, E. Poon, E. Abbett & S. Nandagopal. 2004. Water resources, agriculture and the environment. Report 04-1 Cornell University, Ithaca, New York, USA. 46 p.

- Podestá, G.P., C.D. Messina, M.O. Grondona, & G.O. Magrin, 1999. Associations between grain crop yields in central-eastern Argentina and El Niño-Southern Oscillations. *J. Appl. Meteorol.* 38: 1488-1498.
- Quiring, S.M. & T.N. Papakryiakou. 2003. An evaluation of agricultural drought indices for the Canadian prairies. *Agr. Forest Meteorol.* 118: 49-62.
- Raskin, P., P. Gleick, P. Kirshen, G. Pontius & K. Strzepek. 1997. *Water futures: Assessments of long range patterns and prospects.* Stockholm Environment Institute, Stockholm, Sweden.
- Riehl, H. & J. S. Malkus. 1958. On the heat balance in the equatorial trough zone. *Geophysica* 6:503-538.
- Rijsberman, F.R. 2006. Water scarcity: Fact or fiction?. *Agr. Water Manage.* 80:5-22.
- Ropelewski, C.F. & M.S. Halpert. 1989. Precipitation patterns associated with the high index phase of the Southern Oscillation. *J. Climate* 2:268-284.
- Ropelewski, C.F. & M.S. Halpert. 1996. Quantifying Southern Oscillation-precipitation relationships. *J. Climate* 9:1043-1059.
- Rosenzweig, C., K. Strzepek, D. Major, A. Iglesias, D. Yates, A. McCluskey & D. Hillel. 2004. Water resources for agriculture in a changing climate: international case studies. *Global Env. Change* 14:345-360.
- Rotondo, V.H. 2004. Evaluación de índices de sequías agrometeorológicas en el sur de la provincia de Córdoba. Tesis de Maestría. Fac. de Cs. Agropecuarias. UNCor. 146 p.
- Seckler, D., U. Amarasinghe, D. Molden, R. de Silva & R. Barker. 1998. *World water demand and supply. 1990 to 2025: Scenarios and issues.* Internacional Water Management Institute Research Report, #19. Colombo, Sri Lanka. 40 p.
- Seiler, R.A., M. Hayes & L. Bressan. 2002. Using the standardized precipitation index for flood risk monitoring. *Int. J. Climatol.* 22:1365-1376.
- Seiler, R.A. & L. Bressan. 2002/03. Evaluación y seguimiento de condiciones de humedad del suelo en Córdoba mediante el Índice Estandarizado de Precipitación. *Rev. Arg. de Agrometeorología (RADA)* 2:187-192.
- Seiler, R.A. & F. Kogan. 2002. Monitoring ENSO cycles and their impacts on crops in Argentina from NOAA-AVHRR satellite data. *Adv. Space Res.* 30:2489-2493.
- Seiler, R.A. & M.G. Vinocur. 2004. ENSO events, rainfall variability and the potential of SOI for the seasonal precipitation predictions in the south of Cordoba-Argentina. 14th Conference on Applied Climatology. American Meteorological Society. 84th Annual Meeting, 11-15 Jan, 2004. Seattle, WA. (JPI.10 extended abstract). Available in: <http://ams.confex.com/ams/pdfpapers/71002.pdf>
- Seiler, R. & M. Vinocur. 2006a. Variabilidad climática y cambio climático: un análisis regional de las precipitaciones máximas. XI Reunión Argentina de Agrometeorología. 5 al 8 de Septiembre de 2006. La Plata, Argentina. Actas de la Reunión. pp. 261-262. ISBN 950-34-0374-X.
- Seiler, R. & M. Vinocur. 2006b. Argentina-South of Cordoba Case Study Region. In: Chapter 2, AIACC LA 29 Final Technical Report. Available in: http://www.aiaccproject.org/Final%20Reports/Final%20Reports/FinalRept_AIACC_LA29.pdf. 173 p.
- Seiler, R.A. & V. Rotondo. 2006. Las sequías en los últimos veinte años en el sur de Córdoba evaluadas mediante el índice estandarizado de precipitación. XI Reunión Argentina de Agrometeorología, 5 al 8 de Septiembre de 2006, La Plata, Argentina. Actas de la Reunión. pp. 249-250. ISBN 950-34-0374-X.
- Shiklomanov, I.A. 1999. *World water resources: Modern assessment and outlook for the 21st Century.* (Summary of World Water Resources at the beginning of the 21st Century, prepared in the framework

- of the IHP UNESCO). Federal Service of Russia for Hydrometeorology & Environment Monitoring, State Hydrological Institute, St. Petersburg.
- Smit, B., O. Pilifosova, I. Burton, B. Challenger, S. Huq, R. Klein & G. Yohe. 2001. Adaptation to climate change in the context of sustainable development and equity. *In: Climate Change 2001: Impacts, adaptation and vulnerability, contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* J. McCarthy, O. Canziani, N. Leary, D. Dokken, & K. White (eds). Cambridge University Press. Cambridge, UK and New York, USA. Chapter 18. pp. 878-912.
- Szestztry, K. 1971. The hydrosphere and the climatic changes. *Natural Resources Forum*, No. 2. United Nations, New York.
- Tanco, R. & G. Berri, 1996. Acerca del fenómeno El Niño sobre la precipitación en la Pampa húmeda Argentina. *Proc. VII Congreso Argentino y VII Congreso Latinoamericano e Ibérico de Meteorología.* 2-6 Sept., 1996, Buenos Aires, Argentina. pp. 319-320.
- Trenberth, K.E. 1999. Conceptual framework for changes of extremes of the hydrological cycle with climate change. *Climatic Change* 42:327-339.
- Trenberth, K.E., A. Dai, M. Rasmussen & D.B. Parsons. 2003. The changing character of precipitation. *Bull. Am. Met. Soc.* 84:1205-1217.
- UNESCO-WWAP. 2003. Water for people, Water for life. The United Nations World Water Development Report. Executive Summary. 36 p.
- UNESCO. 2007. El agua, una responsabilidad compartida. 2º Informe de las Naciones Unidas sobre el Desarrollo de los Recursos Hídricos en el Mundo. UN-WATER/WWAP/2007/02. 587 p.
- Vörösmarty, C.J., P. Green, J. Salisbury & R.B. Lammers. 2000. Global Water Resources: Vulnerability from climate change and population growth. *Science* 289:284-288.
- Wallace, J.S. 2000. Increasing agricultural water efficiency to meet future food production. *Agric. Ecosyst. Environ.* 82:105-119.
- Wallace, J.S. & P.J. Gregory. 2002. Water resources and their use in food production. *Aquat. Sc.* 64:363-375.
- Wilhite, D.A & M.J. Hayes. 1998. Drought Planning in the United States: Status and future directions. *In: The Arid Frontier.* H.J. Bruins & H. Lithwick (eds). Kluwer Academic Publishers Group.
- WMO (World Meteorological Organization). 1995. The global climate system review: Climate system monitoring. June 1991-November 1993. WMO n°. 819-150.