

Herramientas ecofisiológicas que ayudan a interpretar la interacción genotipo – ambiente

Alexander Rebolledo Roa¹

Resumen

Los procesos de crecimiento y desarrollo de las plantas están determinados por las condiciones agroecológicas de las zonas donde están establecidas. Las plantas en su medio ambiente natural responden a variaciones de temperatura, intensidad de luz, humedad relativa, concentración de CO₂, lo cual depende de las adaptaciones fisiológicas que hayan desarrollado. Para ayudar a entender esta interacción genotipo-ambiente existen una serie de equipos y métodos que permiten hacer una interpretación más precisa, a través del estudio de parámetros fisiológicos tales como: actividad fotosintética de las hojas en distintos estados de desarrollo, potencial hídrico del suelo y de la planta, flujo de savia y crecimiento y desarrollo del fruto. La información generada con estos equipos, se constituye en pieza clave para construir modelos de manejo de los cultivos, de acuerdo a la oferta medioambiental.



Abstract

The plant growth and development process are determined by the agro ecological conditions of the regions where plants are established. The plants in the natural ambient are affected by temperature, light intensity, humidity and CO₂ concentration. The plants depend of the physiological adaptations they had developed. To help to know the genotype – environment interaction there are equipments and methods. They measure physiological parameters such us: Leaf photosynthetic activity in several developmental stages, plant and soil hydric potential, sap flow and fruit growth. This information can be used to planning the crops management based on the environmental supply.

Introducción

La ecofisiología vegetal estudia las respuestas fisiológicas frente a diferentes condiciones ambientales. Para entender las interaccio-

nes entre las plantas y su ambiente, se han desarrollado técnicas que permiten cuantificar los componentes ambientales (temperatura, radiación, humedad relativa, etc), las relaciones hídricas y los patrones de intercambio gaseoso, con el fin de manipular algunas variables que permitan obtener una máxima eficiencia productiva en los cultivos.

Desde hace aproximadamente 260 años, con los estudios de J.B. van Helmont (Citado por Taiz y Zeiger, 1998), se comenzó a tomar como indicador del crecimiento y desarrollo de las plantas la biomasa que producían, destacando la participación del agua como principal componente de la ganancia en peso de los tejidos de la planta. Los avances científicos en fisiología han permitido complementar este conocimiento, con la definición del papel de la clorofila en la captación de luz, a través de los estudios realizados por T.W. Engelmann en 1883 (Citado por Taiz y Zeiger, 1998).

En la actualidad, la invención de equipos portátiles ha permitido documentar el comportamiento de la plantas en su ambiente natural, basándose en los fundamentos y teorías postulados por diversos investigadores desde 1648 hasta 1920, en que C.B. van Niel propuso la fórmula general de la fotosíntesis (Citado por Taiz y Zeiger, 1998).

Los mayores avances en ecofisiología están referidos a condiciones subtropicales, en donde los procesos de crecimiento y desarrollo de las plantas están determinados por los cambios de temperatura propios de cada estación. Colombia presenta ventajas comparativas en relación con las condiciones climatológicas, con alta luminosidad, temperaturas medias constantes, baja humedad relativa y buena disponibilidad de agua para la agricultura, que favorecen una mayor incorporación de CO₂ y producción fotosintética. Estas ventajas abren la posibilidad de desarrollar estudios de zonificación que permitan definir zonas agroecológicas para las diversas especies vegetales y que redunden en un incremento de la producción.

¹ I.A. Ph. D. Biología – Fisiología
Investigador Ph. D. Asistente CORPOICA – Palmira. Dependencia Ecofisiología
Email: arrebollador@corpoica.org.co

El Centro de Investigación CORPOICA – Palmira, tiene como misión generar conocimiento y tecnologías que permitan mejorar la producción de especies frutales y optimizar el funcionamiento de las cadenas productivas, a través de la investigación básica-aplicada. Se destaca la importancia de la investigación básica como primer paso para la implementación de prácticas de manejo que conduzcan al mejoramiento de las cosechas.

En relación con la misión del C.I- Palmira, el laboratorio de Ecofisiología tiene como objetivo generar conocimiento sobre la utilización adecuada y eficiente de los recursos ambientales disponibles (agua, suelo, nutrientes y radiación), y cuenta con equipos de avanzada tecnología para dar respuesta a los interrogantes fisiológicos que presentan los productores.

En el presente artículo se dan a conocer las posibilidades que brindan los equipos y herramientas ecofisiológicas para entender las interacciones que se presentan entre las plantas y su ambiente.

Importancia del intercambio gaseoso en la producción de los cultivos

El dióxido de carbono del aire, presente a una concentración del 0,03% (300 mmol por mol de aire) es la única fuente de carbono para las plantas. La vegetación es por sí misma una reserva de carbono de igual importancia que la atmosférica. La vegetación almacena 2000 Gt (500 Gt en la biomasa y 1500 Gt en el suelo) en relación con 700 Gt que se encuentran presentes en la atmósfera (Govindjee y Coleman, 1990).

Una vez el CO₂ es incorporado a la planta, a través del proceso fotosintético, se establecen una serie de relaciones entre las hojas como órganos productores de carbohidratos (fuentes), y los demás componentes del cuerpo de la planta, destacando aquellos órganos que representan las cosechas.

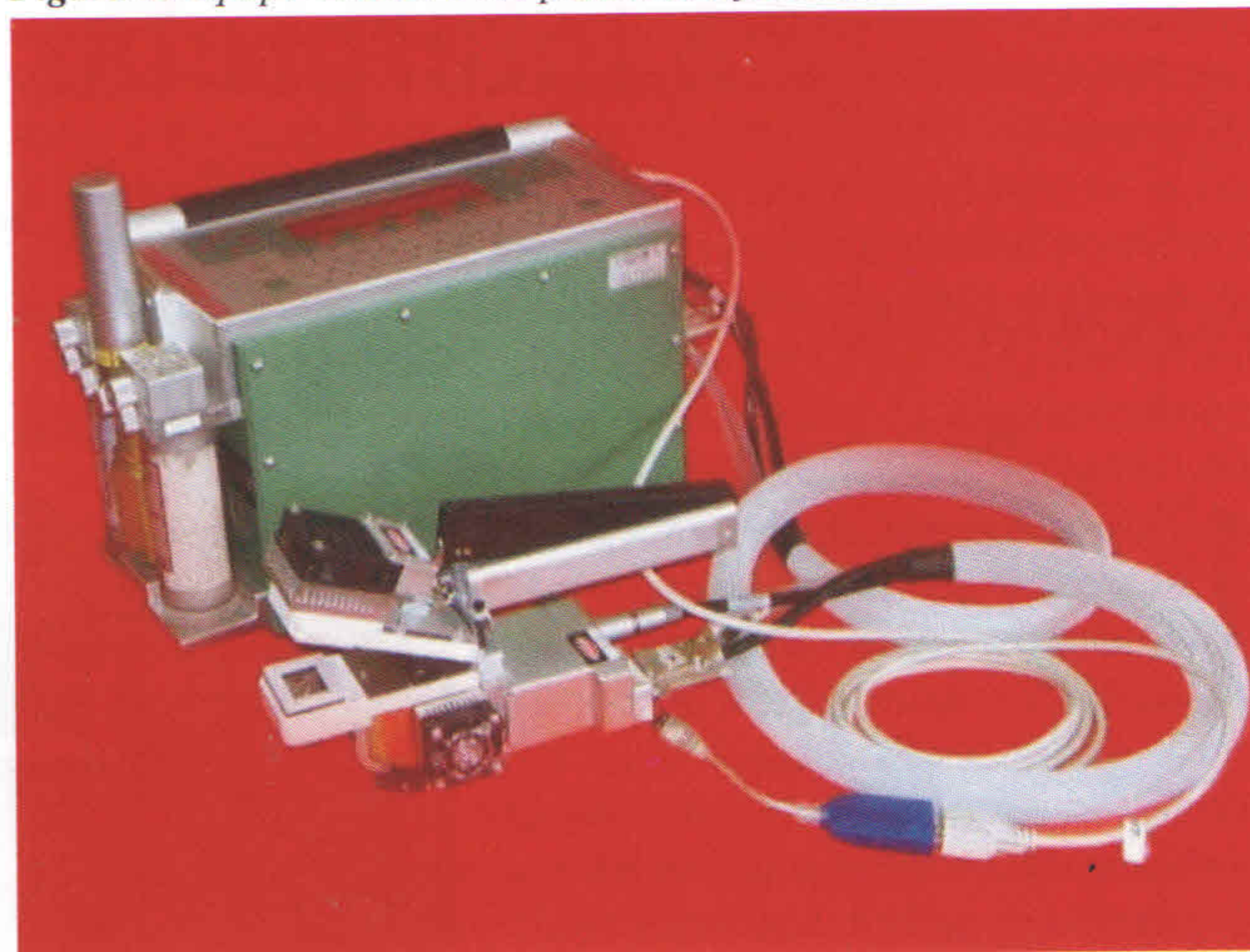
El crecimiento del fruto depende de la acumulación de materia seca y agua y está determinado y puede ser limitado, por su velocidad de crecimiento (capacidad de sumidero) y por la disponibilidad de carbohidratos y nutrientes minerales de la planta (Guardiola, 2000).

Como un indicador de la disponibilidad de carbohidratos es posible cuantificar la eficiencia fotosintética de las distintas especies vegetales, en respuesta a parámetros ambientales. Según estudios realizados por Schaffer y colaboradores (1987) en árboles de aguacate (*Persea americana* Mill.), existe una estrecha relación entre la presencia de frutos en el árbol, su velocidad de crecimiento y la dinámica de producción de carbohidratos en las hojas.

La dinámica de producción de carbohidratos está determinada por el intercambio de gases entre la hoja y su ambiente. El equipo LICOR – 6400 es un sistema abierto que permite medir el patrón de intercambio gaseoso, basado en diferencias de CO₂ y vapor de agua entre el ambiente y la hoja. Debido al tamaño de la cámara y a los sensores de alta precisión que se encuentran dispuestos dentro de la misma (Figura 1), con este

equipo se puede hacer una medición más precisa de las tasas fotosintéticas.

Figura 1. Equipo LICOR-6400 para medir fotosíntesis.

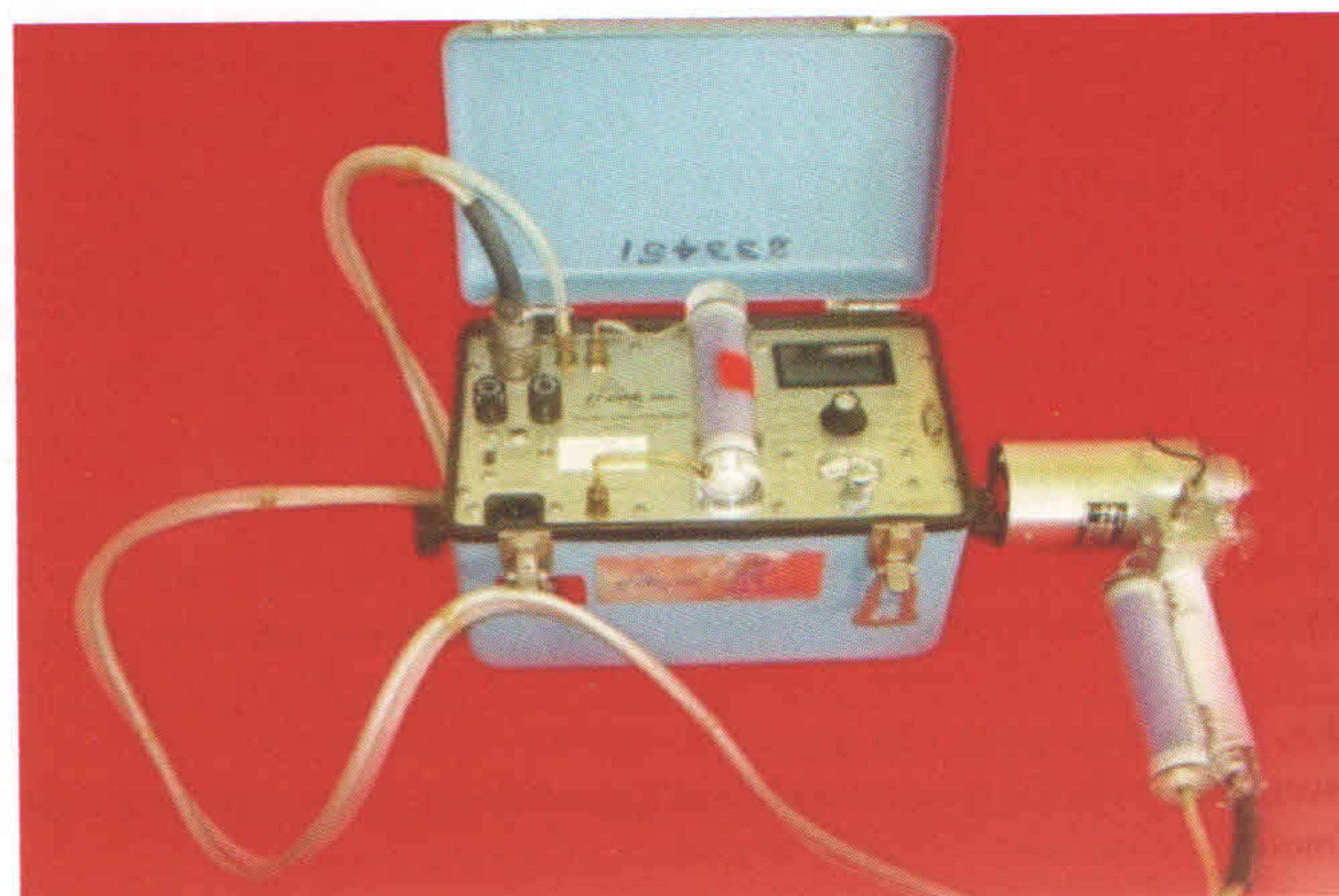


Con los datos registrados es posible evaluar la dinámica de producción de fotoasimilados en hojas en distintos estados de desarrollo y en combinación con otras técnicas, puede facilitar la comprensión de la relación que se establece entre órganos fuentes y sumideros.

En el intercambio de gases se consideran los procesos de transpiración, que se establecen por gradientes de concentración de vapor de agua entre la hoja y la atmósfera, y de fotosíntesis, determinado por gradientes de concentración de CO₂ entre la atmósfera y la hoja.

El intercambio de gases y agua entre la planta y la atmósfera se presenta a través de los estomas. La apertura y cierre estomático está controlado por la variación en la presión osmótica de las células guarda que se activan en respuesta a factores externos tales como la luz azul (entre 430 y 460 nm), la disponibilidad de agua en el suelo y la humedad relativa del aire. (Aphalo y Jarvis, 1993). La dinámica en el intercambio gaseoso es controlada por el grado de apertura del poro estomático, el cual es posible medirlo con el Porómetro (Figura 2).

Figura 2. Porómetro: permite medir grado de apertura del poro.



Además de la radiación, la concentración de CO₂ en la atmósfera representa un papel importante en la producción de biomasa de las plantas. Esta concentración de CO₂ atmosférico se ha venido incrementando a razón de unos 1,5 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, desde finales del siglo XVIII como resultado de la quema de combustibles fósiles (Houghton et al., 1995).

El incremento en la concentración de CO₂ posiblemente tenga efectos importantes sobre la fisiología de las plantas y la producción de biomasa, puesto que numerosos estudios llevados a cabo en regiones tropicales con plantas C₃, han demostrado un incremento en sus tasas fotosintéticas y en su velocidad de crecimiento (Kimball, 1983).

Las plantas han desarrollado durante millones de años mecanismos adaptativos que les permiten sobrevivir, aún bajo condiciones ambientales extremas. Estos mecanismos han permitido establecer una especialización en relación con la eficiencia fotosintética, separando aquellas que ven afectado su metabolismo a causa de altas radiaciones, de aquellas que aprovechan esta condición para incrementar sus rendimientos.

Las modificaciones en estructura y fisiología de las plantas C₄ frente a las C₃ son el resultado de la presión selectiva del ambiente sobre un carácter complejo: uso eficiente del agua frente a la asimilación de CO₂.

A nivel de producción de cultivos se han potencializado estas características claves de las plantas para determinar la oferta medioambiental de algunos cultivos. Por ejemplo, el maíz y la caña de azúcar son plantas C₄ que incrementan la producción de carbohidratos conforme aumenta la intensidad de luz, ya que con frecuencia no llegan a saturarse con la luz natural.

Bajo condiciones tropicales de Colombia existen pocas referencias sobre estudios ecofisiológicos que conduzcan al establecimiento de especies frutales, en relación con las condiciones óptimas que determinan una mayor eficiencia en las cosechas.

Ordúz (2007), trabajando con mandarina arrayana (*Citrus reticulata*) bajo condiciones del piedemonte llanero de Colombia, aporta evidencias del efecto promotor de las precipitaciones sobre la floración, después de un periodo de estrés hídrico de 90 días.

En el naranjo dulce *Citrus sinensis* (L) Osbeck, se desarrolló un estudio sobre zonificación, caracterización y tipificación de los sistemas de producción en la región andina, en el que se consideraron aspectos relacionados con las prácticas del agricultor, los problemas del cultivo, su papel en la finca, etc. Este estudio se complementó con el análisis de calidad del fruto basados en descriptores externos (diámetro ecuatorial, diámetro longitudinal, grosor de la cáscara) e internos (número de semillas por fruto, rendimiento en jugo, sólidos solubles, acidez titulable e índice de madurez) (Ríos G. et al, 2006).

La información generada con estos estudios sirve como punto de partida para desarrollar investigaciones más precisas que contemplen el efecto de los factores ambientales sobre las tasas

fotosintéticas y la producción de carbohidratos en relación con los procesos de floración, abscisión, cuajado, crecimiento y desarrollo del fruto, que determinan la producción.

Los modelos fenológicos que se generen servirán como base para establecer pronósticos de cosecha. Esta información, junto con el uso de herramientas como los sistemas de información geográfica y los métodos estadísticos multivariados, es el soporte de una agricultura de precisión.

La luz como componente esencial en la producción de las plantas

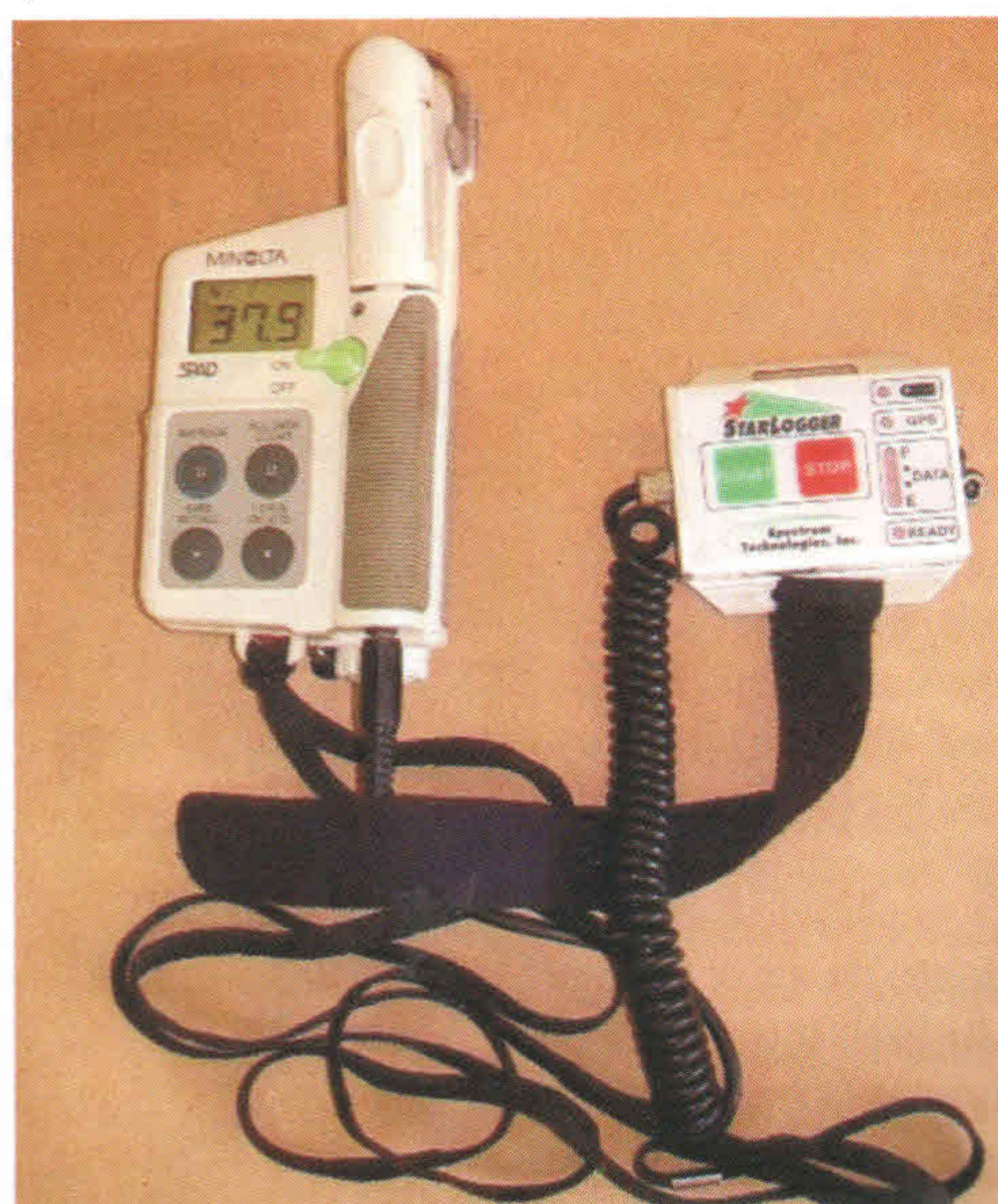
El crecimiento de las plantas depende de su capacidad para incorporar el carbono atmosférico en formas orgánicas, lo que se consigue utilizando la energía de la luz, absorbida por la plantas durante la fotosíntesis (Mooney y Ehleringer, 1997).

Para que la energía de la luz pueda ser usada por los seres vivos, primero ha de ser absorbida. Una sustancia que absorbe luz se denomina pigmento. La clorofila es el principal pigmento que participa en la fotosíntesis y existen varias clases, variando en proporción de acuerdo al tipo de planta

El clorofilómetro SPAD-502 (Figura 3) permite medir el contenido en clorofila de las hojas de las plantas, sirviendo como indicador de las condiciones en que se encuentran las mismas. La información obtenida permite además, en combinación con otras técnicas, determinar el momento en el cual es necesario suministrar fertilizantes nitrogenados, con el fin de garantizar óptimas condiciones durante los distintos estados de desarrollo de las plantas.

La fácil utilización del clorofilómetro permite registrar in situ los cambios en el contenido en clorofila durante el ciclo vegetativo y reproductivo de las especies vegetales, así como establecer diferencias entre plantas de acuerdo con su actividad fotosintética.

Figura 3. Clorofilómetro SPA – 502 para determinar contenido de clorofila en la hoja.



Del total de energía solar que llega a la Tierra, que equivale a $3,000 \times 10^{21}$ julios (J) por año, la biosfera capta mediante la fotosíntesis sólo una milésima parte, o sea unos 3×10^{21} J por año. El 56% de la luz corresponde a luz infrarroja (> 750) que es absorbida por vapor de agua y CO_2 y la de mayor energía, la luz ultravioleta (< 400) es absorbida por el O_2 y el ozono. Aproximadamente, el 44% de la radiación solar se encuentra entre 400 y 750 nm (Luz visible), 23% es radiación directa y 21% es radiación difusa. (Carrillo, 2004).

Cada tipo de radiación, con su longitud de onda particular, contiene una determinada energía asociada. Las radiaciones con longitudes de onda menores de 400 nm (como la luz ultravioleta) y mayores de 700 nm (como las infrarrojas) tienen diversos efectos biológicos, pero no pueden ser aprovechadas para la fotosíntesis. (Carrillo, 2004).

En la radiación se pueden diferenciar varios componentes como cantidad (número de fotones), calidad (distribución espectral), dirección (ángulo de incidencia) y duración. De la luz incidente, una parte es reflejada y otra es transmitida. Esto determina una variación en los espectros de absorción y depende de las características anatómicas de la planta.

La cantidad de luz se refiere al número de fotones de luz que recibe el organismo fotosintético y varía según la latitud, la zona, e incluso para cada planta según la parte de la misma que se considere. La calidad de la luz hace referencia a la distribución espectral que estimula un proceso determinado dentro del rango de la luz visible.

El espectraloradiómetro de fibra óptica EPP2000 (Portatil) e ISA2000 (plug-in) (Figura 4), es usado para hacer varios tipos de medidas espectrales, permitiendo determinar la variación en el espectro de luz que está afectando los procesos fotosintéticos (Luz incidente, luz transmitida y luz reflejada). (StellarNet, 2003).

Figura 4. Miniespectroradiómetro EPP2000: Sensor para medir el espectro de luz.



Estudio de las relaciones hídricas de las plantas

El movimiento de agua en la planta está dado por diferencias de potencial hídrico que se establecen entre el suelo y la atmósfera dando origen a la transpiración (Turner, 1997). El potencial hídrico es una característica física del agua que permite explicar

su movimiento dentro de un sistema. Dentro de los componentes del potencial hídrico se encuentra el de soluto (potencial osmótico), y en el sistema continuo, suelo-planta-atmósfera está representado por la concentración de iones contenida en el agua en cada parte del sistema (Cox y Boersma, 1963).

El punto de referencia del potencial hídrico es cero, y se presenta cuando el agua se encuentra en estado puro. Al incrementar la concentración de un soluto en el agua, el potencial hídrico se vuelve más negativo. Esta condición se presenta en un suelo, cuando se aproxima al punto de marchitez permanente, por una reducción en el contenido volumétrico de agua que hace que los solutos de la solución del suelo se encuentren más concentrados. En sentido contrario, cuando un suelo se encuentra a capacidad de campo, su potencial hídrico tiende a aproximarse a cero, es decir, tiende a ser menos negativo, puesto que los solutos de la solución del suelo se encuentran más diluidos.

Para el estudio de las relaciones hídricas en el sistema continuo suelo-planta-atmósfera, el laboratorio de ecofisiología cuenta con diversos sensores que permiten registrar el potencial hídrico en cada uno de los componentes del sistema.

El microvoltímetro Wescor (Figura 5) permite medir el potencial hídrico de la hoja, proporcionando una medida in situ por su habilidad para registrar la humedad relativa del ambiente. El mecanismo de medida del sensor está basado en el efecto Peltier. Para el registro de datos, el sensor además considera la temperatura de la hoja y del aire circundante (Tomado del manual del microvoltímetro Wescor).

El higrómetro del tallo (Figura 6) permite medir in situ el potencial hídrico de la planta, registrando las variaciones que se presentan en el transcurso del día y con el avance en el estado de desarrollo de la planta.

Figura 5. Microvoltímetro Wescor para determinar el potencial hídrico de la hoja



El higrómetro del tallo actúa por medio de un mecanismo de disipación de calor, el cual funciona con dos termoelectrónicos, uno de ellos (externa) registrando la temperatura de referencia del ambiente y el otro (interna), la de la muestra. Dependiendo del nivel de concentración de soluto en la solución de la sa-

via xilemática, así mismo se va a presentar una variación en la energía libre del agua transportada registrada por el termoelectrónico interno (ICT International (a), 2006).

Figura 6. Higrómetro del tallo: permite medir el potencial hídrico.

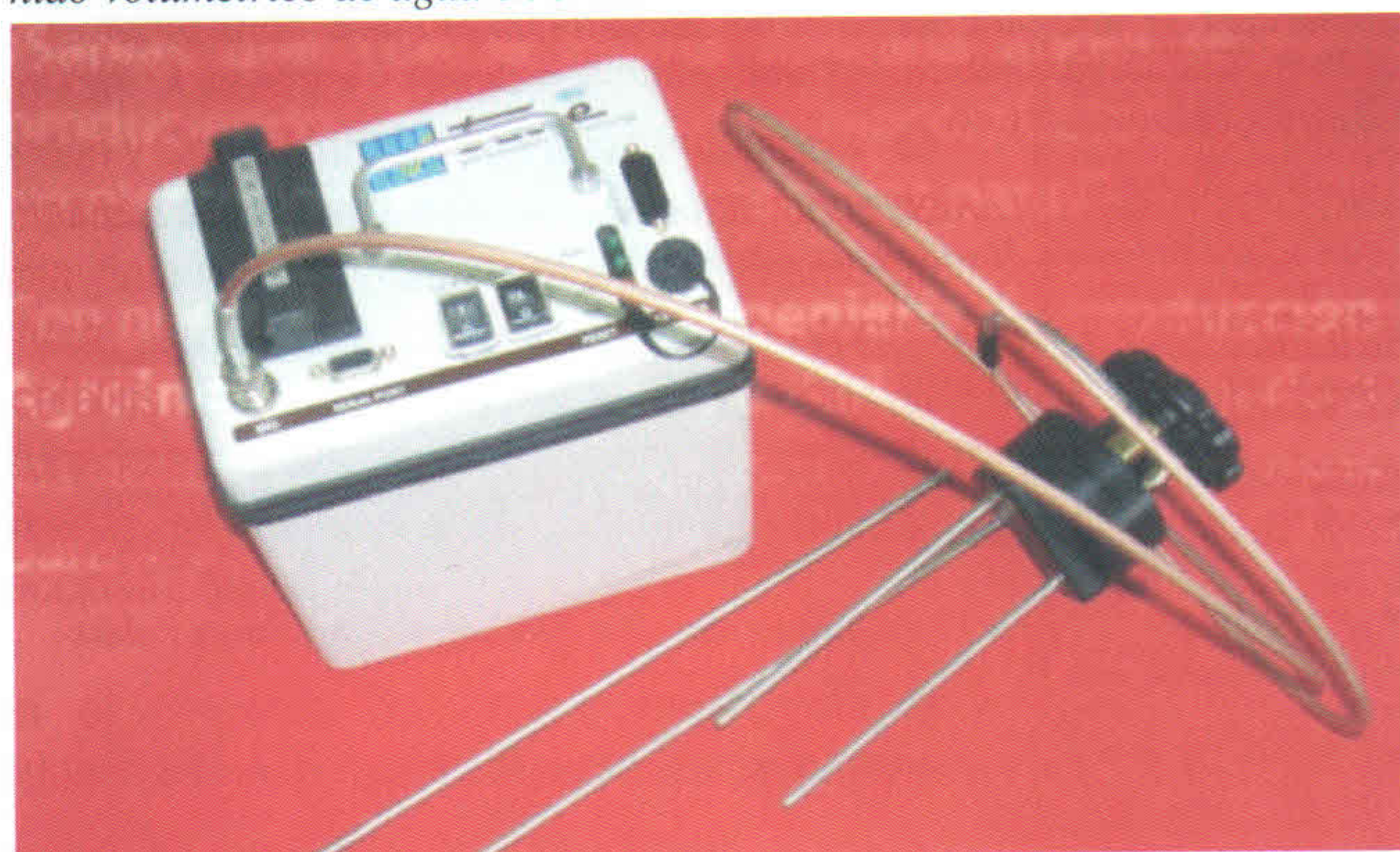


El contenido de agua en el suelo está constituido por agua higroscópica, gravitacional y capilar. De estos tres componentes el agua aprovechable por las plantas corresponde a la de los capilares de más de 0,2 micras, y la gravitacional de flujo lento. Cuando se determina el contenido de agua en el suelo, se hace referencia a la que es aprovechable por las plantas.

Con el TDR (Time Dominion Reflectometry) (Figura 7), es posible medir en tiempo real el contenido volumétrico de agua en el suelo, permitiendo tomar decisiones a la hora de proporcionar el agua necesaria para el crecimiento y desarrollo de los cultivos.

El TDR actúa por medio de un mecanismo de emisión de pulsos de energía de onda corta que se extienden a lo largo de unas guías, las cuales registran la constante dieléctrica de los materiales que se encuentran dentro de un radio de 30 cm. La constante dieléctrica del agua es de 80 Ka, y dependiendo del contenido de soluto, su valor puede variar (Soilmoisture, 1998).

Figura 7. TDR (Time Dominion Reflectometry): Permite medir el contenido volumétrico de agua en el suelo.



En relación con el movimiento de agua por la planta existe un sensor que permite medir su velocidad de movimiento, como indicador de las tasas transpiratorias. El HRM (Figura 8) es un método termométrico para la medición del flujo de savia en el tejido del xilema, para lo cual utiliza un pulso corto de calor como rastreador, que es transportado entre dos sensores simétricamente colocados, y que determina la magnitud y dirección del flujo del agua (ICT Internacional (b), 2006).

El HRM permite medir los índices de flujo sumamente lentos incluidos el inverso de savia. Esto permite el monitoreo en tallos y raíces en un amplio rango de diferentes especies, tamaños y condiciones ambientales incluyendo sequías.

El sensor HRM se conecta a una estación climática portátil (EnviroStation, Figura 9) que permite registrar en paralelo la temperatura, radiación, humedad relativa, precipitación, velocidad y dirección del viento. Los registros obtenidos permiten correlacionar in situ el comportamiento de las tasas transpiratorias con las condiciones ambientales actuales.

Oliveira y colaboradores (2005) estudiaron en especies forestales de la amazonía (*Coussarea racemosa* (caferana), *Manilkara huberi* (macaranduba) y *Protium robustum* (breu)), el patrón de distribución de agua por la planta con la utilización del HRM en ápices de raíces y raíces laterales, demostrando que durante la estación seca (3 meses aproximadamente) la especie estudiada presentaron una circulación bidireccional (acrópeta y basípeta) durante las noches, como mecanismo adaptativo de una condición de estrés hídrico.

Otro sensor que permite medir el potencial hídrico a nivel de ramas de menor diámetro es el Dynagage o SHB (Sensor Heat Balance, Figura 10). Éste consiste de un calentador termoelectrónico flexible para medir la pérdida de calor radial y dos termoelectrónicos que miden las diferencias axiales de temperatura. Una vez se instalan los sensores, se cubren con un collar aislante térmico para minimizar perturbaciones térmicas causadas por las condiciones ambientales. Los pulsos eléctricos son suministrados continuamente al calentador con la energía que proporciona el panel de la estación climática a la cual va conectado (ICT Internacional (c), 2006).

Figura 8. HRM (Heat Ratio Method). Sensor de flujo de savia



Los sensores y equipos descritos, además de permitir cuantificar los requerimientos hídricos de los cultivos, se convierten en valiosas herramientas de apoyo a la investigación. En estudios relacionados con estrés hídrico para inducir floración, estos sensores pueden permitir medir con exactitud la canti-

dad de agua requerida por las diversas especies vegetales que responden al estrés hídrico, con el fin de mejorar su comportamiento productivo.

Figura 9. HRM (Health Ratio Method). Sensor de flujo de savia



Figura 10. Dynagage: Sensor para medir potencial hídrico a nivel de ramas de menor diámetro



Conclusiones

Para ayudar a entender la interacción genotipo – ambiente, existen una serie de equipos y métodos que permiten hacer una interpretación más precisa del efecto de los componentes ambientales (temperatura, radiación, humedad relativa, etc), sobre el patrón de intercambio gaseoso, y sobre las relaciones hídricas de las plantas.

El conocimiento generado con la ayuda de estos equipos permitirá construir una plataforma de manejo de las especies vegetales. En relación con los frutales priorizados por el C.I.-

Palmira, los equipos relacionados en este artículo permitirán documentar su comportamiento ecofisiológico bajo condiciones tropicales, con el fin de contribuir a mejorar su productividad y competitividad

Bibliografía

- Aphalo PJ y Jarvis PG 1993. Separation of Direct and Indirect Responses of Stomata to Light: Results from a Leaf Inversion Experiment at Constant Inter-cellular CO₂ Molar Fraction. *J. Exp. Bot.* 1993; 44: 791-800.
- Carrillo L. 2004. *Energía de Biomasa*. 1° ed. S.S. Jujuy. 83 p.
- Cox LM, and Boersma L. 1963. Transpiration as a Function of Soil Temperature and Soil Water Stress. *Plant Physiol.* 42: 550-556
- Houghton J, Meira F LG, Bruce J, Hoesung L, Callander BA, Haites E, Harris N, Maskell K (1995). En *Climatic Change 1994: Radioactive Forcing of Climate Change and an Evaluation of the IPCC IS92 Emission Scenarios*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 58 – 66.
- Govindjee, Coleman WJ. 1990. Cómo producen oxígeno las plantas. *Investigación y Ciencia* 163: 50-57.
- Guardiola JL. 2000. Regulation of flowering and fruit development: Endogenous factors and exogenous manipulation. *Proc Int Soc Citriculture* 9: 342-346.
- ICT International (a). 2006. Stem Hygrometer Manual. www.ictinternational.com.au/Stemhygrometer.htm Manual del sensor Dynagae.
- ICT International (b). 2006. Heat Ratio Method. www.ictinternational.com.au/hrm30.htm.
- ICT International (c). 2006. Digital Dynagae Sensor. www.ictinternational.com.au/dynagae.htm.
- Instruction / service manual. 1986. Dew Point Microvoltmeter. Wescor, Inc.
- Kimball BA. 1983. Carbon dioxide and agricultural yield an assemblage and analysis of 430 prior observations. *Agron. J.* 75. 779-789.
- Mooney HA, Canadell FS, Chapin III JR, Ehleringer Ch, Körner RE., McMurtrie WJ, Parton LF., Pitelka and E. -D. Schulze. 1999. Ecosystem physiology responses to global change, p. 141-189. In: B.H. Walker, W. Steffen, J.
- Canadell, and J. Ingram (eds.), *The Terrestrial biosphere and global change: implications for natural and managed ecosystems*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Oliveira R y Dawson T. 2005. Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. *Ecophysiology*. Springer-Verlag.
- Ordúz R JO. 2007. Estudios ecofisiológicos y caracterización Morfológica y molecular de la mandarina 'arrayana' (*Citrus reticulata* Blanco) en el Piedemonte Llanero de Colombia Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Agronomía. Escuela de Posgrados. Programa de Doctorado en Ciencias Agropecuarias – Área Agraria. Énfasis en Fisiología de Cultivos. Pp. 59 – 66.
- Ríos G G, Forero C C, Zuluaga A LE, Echeverri A DI, Botero O MJ, Franco G, Álvarez ZR, García L J. 2005. Zonificación y Caracterización de Sistemas de Producción de Naranja Común (*Citrus Sinensis* Osbek) que Utilizan Criterios de BPA, en el Departamento de Cundinamarca. *Artículos Científicos, CORPOICA*. www.corpoica.org.co.
- Schaffer B, Ramos L, Lara SP. 1987. Effect of fruit removal on net gas exchange of avocado leaves. *HortScience* 22, 925-7.
- StellarNet. 2003. *EPP2000 and ISA2000 Fiber Optic Spectrometer Manual*. Tampa, Florida – USA. 32 p.
- Soilmoisture. 1998. *Manual de Operación de TDR*. Soilmoisture Equipment Corp. Santa Barbara. California – USA. 22 p.
- Taíz L y Zeiger E. 1998. *Plant Physiology*. The Benjamín / Cummings Publishing Company. Inc. USA.
- Turner NC. 1997. Further progress in crop water relations. *Adv. Agron.* 58: 293-337.