

## ESTRÉS POR DÉFICIT HÍDRICO EN PLANTAS: UNA REVISIÓN

### PLANT STRESS BY WATER DEFICIT: A REVIEW

Wendy Luna-Flores<sup>1</sup>, Héctor Estrada-Medina<sup>1\*</sup>, Emilio Morales-Maldonado<sup>1</sup>, Oscar Álvarez-Rivera<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CCBA), Universidad Autónoma de Yucatán (UADY), Carretera Mérida-Xmatkuil km 15.5, CP. 97315, Mérida, Yucatán, México.

\* Autor para correspondencia: hector.estrada@uady.mx

#### RESUMEN

El estrés hídrico por déficit de agua (EHDA) es la limitación del funcionamiento óptimo de la planta debido a la baja disponibilidad de agua. En ambientes naturales, el EHDA puede ser el resultado de bajas precipitaciones, baja capacidad de retención de agua del suelo, excesiva salinidad, temperaturas extremas frías o calientes, baja presión de vapor atmosférica, o una combinación de estos factores. Los principales síntomas del EDHA a nivel morfológico son: reducción de la altura de la planta, del diámetro del tallo, de la biomasa, expansión foliar, crecimiento de tallos y raíces. A nivel fisiológico se presentan: cierre estomático, disminución del potencial hídrico, pérdida de turgencia, disminución de la fotosíntesis y limitación del intercambio gaseoso. Entre las adaptaciones más conocidas que las plantas han desarrollado para disminuir los efectos del EHDA están: la deciduocidad, la producción de hojas con cutícula gruesa y savia de mayor densidad, la disminución de la expansión foliar y aumento del crecimiento radicular. En sistemas agrícolas, una de las consecuencias del EHDA es la disminución del rendimiento de los cultivos. El cálculo de la eficiencia del uso de agua (EUA) es una herramienta que puede ayudar a conocer las exigencias de agua de una planta o cultivo bajo ciertas condiciones específicas de crecimiento. Esta eficiencia puede evaluarse a dos niveles, como la relación entre el carbono producido y el agua transpirada (Eficiencia del Uso del Agua fotosintética, EUAf) o la relación entre la producción y el agua transpirada o evapotranspirada (Eficiencia del Uso del Agua de la productividad, EUAp).

**Palabras clave:** sequía, marchitez, eficiencia del uso del agua.

#### ABSTRACT

Water stress caused by water deficit limits the proper functioning of a plant due to low water availability. In natural systems, stress by water deficit can be the result of low rainfall, low water retention capacity of the soil, excessive salinity, extreme hot or cold temperatures, low atmospheric pressure steam or a combination of these factors. At a morphological level, the main symptoms are reduced plant height, stem diameter, biomass, leaf expansion, stem growth and root growth. At a physiological level, observed symptoms are stomatal closure, decreased water potential, turgor loss, reduced photosynthesis and limited gas exchange. The best known adaptations that plants have developed to reduce the effects of this kind of stress are deciduosity, leaves with thick cuticle, greater sap flux density, reduced leaf expansion and increased root growth. In agricultural systems, plant stress by water deficit leads to decreased crop yields. The calculation of water use efficiency (WUE) is a strategy to know the demand of water from a plant or crop under specific growth conditions.

**Efficiency can be evaluated at two levels: as the ratio between carbon fixed and water transpired (Photosynthetic Water Use Efficiency, WUE<sub>ph</sub>) or as the ratio between biomass produced and water used (Water Use Efficiency Productivity, WUE<sub>p</sub>).**

**Key words:** drought, wilting, water use efficiency.

## INTRODUCCIÓN

El agua es uno de los elementos que determina la riqueza y diversidad de la vegetación, así como la distribución y composición en los ecosistemas (Poorter y Markesteijn, 2008). En las plantas el agua es imprescindible para la diferenciación morfológica y fisiológica, por lo que su ausencia puede repercutir en su crecimiento y sobrevivencia; en plantas herbáceas el agua constituye del 80 al 90% en peso fresco, y en plantas leñosas más del 50% (Choat et al., 2005; Taiz y Zeiger, 2007). El agua es el disolvente de muchas sustancias tales como sales orgánicas y azúcares, y es esencial en el transporte de nutrimentos (Taiz y Zeiger, 2007).

Las fuerzas de adhesión y cohesión de las moléculas de agua son mecanismos importantes para la supervivencia de las plantas terrestres, ya que estos participan en el flujo del agua en la planta. La ascensión de la savia se explica con la teoría de la cohesión del agua que existe entre las raíces y las superficies foliares (Querejeta, 2007). El desplazamiento de los fluidos a través de los tejidos vasculares es debido al flujo masivo, movimiento de moléculas de agua y solutos en una dirección. En tanto, la difusión es el movimiento del agua entre o hacia las células vivas o a través del suelo (Taiz y Zeiger, 2007).

La alteración del buen funcionamiento de las plantas debido a una circunstancia adversa, se denomina estrés (Munns y Tester, 2008), el cual puede ser ocasionado por condiciones de exceso o déficit de agua, temperaturas extremas y por elevada salinidad en el suelo.

El estrés hídrico por exceso de agua (EHEA) tiene un efecto negativo en las plantas, ya que disminuye en gran medida el intercambio gaseoso de las plantas con su entorno, lo cual puede ocasionar una baja en la producción o inclusive la muerte prematura de las plantas (Bailey-Serres y Voesenek, 2008).

Por lo contrario, cuando una planta pierde agua sobre sus niveles normales de tolerancia y la absorción de agua a través de sus raíces no puede compensar esta pérdida, entonces experimenta EHDA, lo cual se expresa como pérdida de turgencia, marchitamiento y en última instancia la muerte de la planta (Leuzinger et al., 2005). Este tipo de estrés hídrico afecta el crecimiento y la productividad de las plantas (Poorter y Markesteijn, 2008) al no tener suficiente agua para reali-

zar la fotosíntesis.

En el presente trabajo se analiza el concepto de estrés hídrico por déficit de agua (EHDA) en plantas, sus causas, efectos, los mecanismos que éstas han desarrollado para disminuir los efectos de este tipo de estrés, y se propone el uso del concepto eficiencia del uso del agua (EUA) para conocer el grado de tolerancia de una planta o cultivo al EHDA sin afectar su nivel de rendimiento.

## CONCEPTO DE ESTRÉS HÍDRICO

Las plantas a lo largo de su vida están expuestas a diversas formas de estrés, por ello se considera que los rasgos más importantes para la sobrevivencia de las plántulas son la adaptación al estrés y la tolerancia a la heterogeneidad ambiental (Cervera y Parra, 2009). El estrés se produce cuando una circunstancia adversa perturba el funcionamiento normal de un individuo (Munns y Tester, 2008). Jaleel et al. (2009) lo definen como una condición causada por la alteración fisiológica de factores que tienden a romper el equilibrio, entre ellos la sequía, baja y alta temperatura, la salinidad, el calor, el estrés oxidativo y toxicidad de metales pesados (Cervera y Parra, 2009).

El estrés hídrico se produce en las plantas bajo dos condiciones, cuando en el suelo hay escasez o saturación de agua. En el primer caso se denomina estrés hídrico por déficit de agua (EHDA) y el segundo estrés hídrico por exceso de agua (EHEA), y aunque en la literatura especializada se emplea el término estrés hídrico para referirse al primer caso, es recomendable hacer la diferenciación respectiva, pues las causas y mecanismos de adaptación de las plantas para cada caso son específicos (Fig. 1).

Las condiciones de saturación de agua (i.e., inundación o anegamiento) causan estrés en las plantas ya que disminuye drásticamente el intercambio de gases como el O<sub>2</sub> y el CO<sub>2</sub> entre las plantas y su ambiente (Bailey-Serres y Voesenek, 2008; Casierra y Gomez, 2008), lo cual obstaculiza el crecimiento y puede provocar la muerte prematura de las plantas.

Las condiciones de déficit de agua provocan estrés en las plantas cuando la tasa de transpiración excede a la absorción de agua; el déficit de agua puede ser el resultado de bajas precipitaciones, baja capacidad de retención de agua del suelo, excesiva salinidad, temperaturas extremas

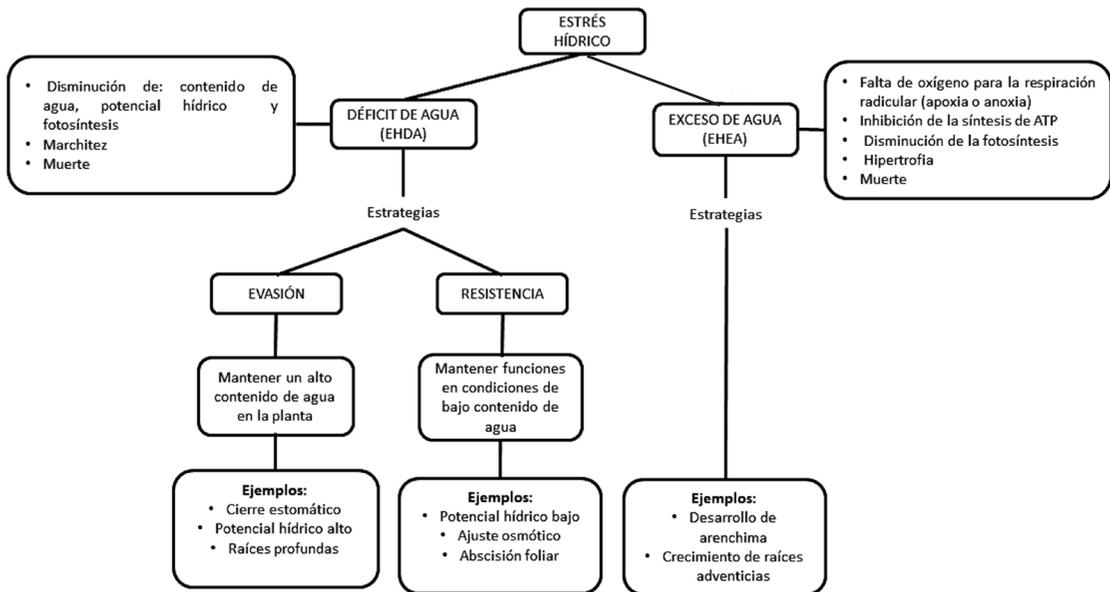


Fig. 1. Efectos y estrategias de las plantas ante el estrés hídrico.

Modificado de Bacon, 2004.

frías o calientes, baja presión de vapor atmosférico o una combinación de estos factores (Borghetti et al., 2009).

Cuando el déficit hídrico se desarrolla lentamente, las plantas presentan respuestas de aclimatación que tienen efectos sobre el crecimiento, como la disminución de la expansión foliar y el aumento del crecimiento radicular (Potters et al., 2007; Shao et al., 2008).

### EL ESTRÉS HÍDRICO POR DÉFICIT DE AGUA (EHDA)

El EHDA se define como cualquier limitación al funcionamiento óptimo de la planta por efecto de baja disponibilidad de agua debido a que la transpiración excede el agua absorbida por las raíces, siendo la principal causa de muerte en plantas (Swenson y Enquist, 2007; Borghetti et al., 2009). El déficit de agua provoca alteraciones en el metabolismo y la estructura celular, detención de la fotosíntesis y de reacciones catalizadas por enzimas (Jaeel et al., 2009).

Algunos estudios han determinado que existe variabilidad en cuanto al umbral que tienen diferentes especies para resistir el EHDA, es decir, continuar con su desarrollo de manera normal aún cuando la disponibilidad de agua disminuya. Se conoce que las plantas C4 (como el maíz) son más susceptibles al EHDA que las plantas C3 (Seyed, 2012). En el caso de las plantas MAC (metabolismo ácido de las crasuláceas) se conoce que cuando son afectadas por el EHDA tienen la capacidad de cerrar sus estomas durante el día y noche (normalmente solo lo hacen durante el día)

(Bastide et al., 1993; Lambers et al., 1998) y seguir fotosintetizando a partir de  $\text{CO}_2$  proveniente de la respiración. La variabilidad depende de la intensidad y duración del estrés, así como la fase de desarrollo en que se encuentre la planta (Garau et al., 2009). Se considera que el estado de plántula es la etapa en que se experimenta mayor EHDA debido a que las raíces son poco profundas y tienen acceso limitado al agua del suelo (Jefferson, 2007)

Existen tres hipótesis para explicar la causa de la muerte de una planta por EHDA. La primera hipótesis contempla tres etapas: i) estrés a largo plazo determinado por la ubicación edáfica, ii) estrés severo a corto plazo (i.e., sequía), y iii) muerte debida a un factor adicional (i.e., patógeno) favorecido por las condiciones de sequía (McDowell et al., 2008). La segunda hipótesis plantea que la falta de agua en el suelo y la alta demanda evaporativa causa la cavitación de la rizósfera y los conductos xilemáticos, impidiendo el flujo de agua y desecando la planta. La tercera hipótesis postula que el cierre de los estomas para evitar la pérdida hídrica provoca una disminución en la tasa fotosintética; si la sequía persiste por mucho tiempo y el cierre de los estomas continúa, las plantas hacen uso de sus reservas de carbohidratos, las cuales al agotarse provocan que la planta muera (Garau et al., 2009; McDowell et al., 2008).

### FACTORES QUE INFLUYEN EN EL EHDA

El potencial hídrico funciona como desencadenador del flujo del agua en la planta y se define como la energía libre del agua o el gradiente de

presión condicionado por las variables ambientales (temperatura, humedad relativa, contenido de humedad del suelo, radiación solar, velocidad del viento, etc.). Es éste gradiente de potencial el motor del flujo de agua, no el potencial hídrico *per se* al formarse un continuo suelo-planta-atmósfera, lo cual explica el flujo de agua a través de la planta (Pelegrín-Gil et al., 2005).

Este es un modelo, análogo a la ley de Ohm, describe cuantitativamente el flujo hídrico a lo largo de todo el sistema, relacionándolo con las resistencias al flujo en cada uno de los compartimentos (Medrano et al., 2007), por lo que resulta más adecuado que solo utilizar los contenidos de agua en los diferentes compartimentos.

Así, la capacidad de campo (CC), definida como la cantidad máxima de agua que un suelo puede retener en contra de la fuerza de gravedad y el punto de marchitez permanente (PMP), definido como la cantidad mínima de agua retenida en el suelo que las plantas no pueden absorber (causando su marchitez irreversible), tienen valores de potencial mátrico de -0.03 y -1.5 MPa, respectivamente (Öpik y Rolfe, 2005).

Si bien el valor del potencial mátrico o la tensión a la cual es retenida el agua en el suelo para la CC y PMP pueden tomarse como una constante, los valores reales pueden ser mayores dependiendo de las propiedades del suelo. En México, se han documentado potenciales hídricos de -25MPa en suelos franco arenosos, en donde el *Agave tequilana* pueden continuar absorbiendo agua y mantenerse bien hidratado (Pimienta-Barrios et al., 2006), lo que indica que hay mecanismos en la planta que le permiten mantenerse hidratada aún en condiciones de déficit hídrico.

## EFFECTOS DEL EHDA SOBRE LA PLANTA

Todas las plantas a lo largo de su desarrollo experimentan algún grado de estrés hídrico (Medrano et al., 2007). Uno de los efectos más evidentes del EHDA es la pérdida de la turgencia en plantas, que es la presión ejercida por los fluidos y por el contenido celular sobre las paredes de la célula vegetal (Taiz y Zeiger, 2007). Esto es el resultado de una disminución en el potencial osmótico en las células lo que incrementa el gradiente de ingreso de agua (Farooq et al., 2009). Como fenómeno opuesto, está la plasmólisis, en la cual las células pierden agua y se contraen, separándose el protoplasto de la pared celular (Yam et al., 2014). Este fenómeno tiene lugar de forma natural cuando la planta se marchita, lo que se puede provocar en un medio con alta concentración salina o a un severo EHDA. La plasmólisis es reversible cuando se reintegra agua al tejido, ocurriendo la reexpansión del protoplasto y restaurándose la

presión de turgencia (Lang et al., 2014).

La presión de turgencia ayuda a la transpiración a través de la apertura y cierre de estomas (Veste y Wu, 2013). La pérdida de turgencia se debe a la pérdida de agua en las células de las plantas, principalmente de las vacuolas (Blum, 2009). La transpiración es un proceso indispensable en la planta, y es el agua interna perdida en forma de vapor de agua a través de los estomas (más del 90%), cutículas o lenticelas (Swenson y Enquist, 2007). Los principales factores abióticos que determinan la tasa de transpiración en las plantas son: temperatura ambiental, humedad relativa, radiación solar, velocidad del viento, temperatura y contenido de agua del suelo.

De igual manera, la evaporación del agua del suelo es un proceso de gran importancia en el ciclo hidrológico por su papel regulador térmico en la atmósfera. El agua del suelo se evapora de acuerdo a las condiciones atmosféricas, las características edafológicas y los gradientes térmicos (Giráldez et al., 1999). El total de agua evaporada de la superficie del suelo y del agua transpirada por las hojas o masa vegetal, durante un tiempo determinado, se conoce como evapotranspiración (ET). Según la teoría de cohesión-tensión, la ET genera tensión que absorbe el agua desde el suelo a través de la planta y la difunde a la atmósfera. Este valor depende principalmente del clima, de la edad de la especie, y de la densidad de la vegetación entre otros (Veste y Wu, 2013). Para mantener la hidratación de los tejidos y realizar la fotosíntesis las plantas deben recuperar el agua perdida por la ET.

El uso de la ET es un indicador de las necesidades hídricas de las plantas para determinar la cantidad de riego en sistemas de producción agrícola (Cregg, 2004; Eubanks et al., 2006). Para esto se requiere conocer la  $ET_0$  o ET del cultivo de referencia y el coeficiente del cultivo para cada uno de sus estados de desarrollo (Allen, 2006)

Una de las respuestas de las plantas frente al EHDA para evitar la pérdida de agua por ET es el cierre estomático, el cual es una respuesta fisiológica, ya que los estomas son los responsables de la mayor proporción de pérdida de agua en las plantas (Taiz y Zeiger, 2007), el proceso de cierre de los estomas se presenta cuando el mesófilo comienza a sufrir deshidratación y está regulado por el ácido abscísico (ABA) (Canche y Canto, 2014). EL ABA altera el transporte de iones de las células oclusivas lo que promueve el cierre estomático y previene su apertura (Li et al., 2000)

El efecto del EHDA sobre la transpiración, no solo se ve reflejado por el cierre estomático, sino también por las modificaciones foliares como el enrollamiento de las hojas para reducir la superficie y la abscisión foliar, que afectan la tasa de

transpiración (Taiz y Zeiger, 2007). De igual manera la reorientación de las hojas y brotes para reducir la captación de energía implica una menor tasa de transpiración por unidad de superficie transpirante. La morfología de la cubierta vegetal también tiene influencia: un follaje compacto y denso permite una mayor retención de agua por efecto de la ventilación y el balance térmico (Wu et al., 2008).

Cada vez que el contenido de agua varía por pérdida/recuperación o cuando el contenido de solutos se incrementa o disminuye durante la hidratación o la deshidratación, ocurren cambios en la concentración de solutos en el citosol bajo el control regulatorio de la célula (Garau et al., 2009). La respuesta pasiva es definida como ajuste osmótico y la respuesta completa es denominada osmorregulación (Medrano et al., 2007). Inicialmente se pensó que el ajuste osmótico ocurría tan sólo en plantas sometidas a altas salinidades, pero después se estudiaron casos en los que las plantas crecían en suelos con baja disponibilidad de agua y se realizaron muchos trabajos para determinar el efecto del EHDA sobre el crecimiento vegetal (Jaleel et al., 2009). A nivel celular, otra respuesta de resistencia es el ajuste osmótico, que consiste en una disminución del potencial hídrico en los tejidos vegetales, lo cual tiene como consecuencia la entrada de agua y, por tanto, no se presenta una disminución en el turgor o en la productividad fotosintética (Borghetti et al., 2009; Estrada-Medina et al., 2013).

Así como existen efectos en la morfología y fisiología de la planta cuando ésta se encuentra bajo condiciones de EHDA, también existe un efecto en el crecimiento de las plantas, siendo uno de los procesos más afectados (Taiz y Zeiger, 2007). El descenso en la tasa de crecimiento constituye una adaptación de las especies al déficit de agua. El área foliar y la superficie evaporativa se reducen mientras exista poca disponibilidad de agua en la rizósfera (Poorter y Markesteijn 2008). Los efectos más significativos de la menor disponibilidad hídrica a nivel morfológico son: reducción de la altura de la planta, diámetro del tallo, biomasa, reducción de la expansión foliar, el crecimiento del tallo y de las raíces. La presencia de un déficit hídrico severo acelera la senescencia de las hojas maduras tanto en especies herbáceas como leñosas. Otros estudios también ponen en manifiesto esta disminución en parámetros de crecimiento en plantas con EHDA (Jaleel et al., 2009).

En cuanto al desarrollo de las plantas, se ha encontrado que el EHDA produce en algunas especies retrasos en la diferenciación, y en otras, una aceleración en los procesos reproductivos. De igual manera, puede reducir la fotosíntesis por efecto de la disminución en el área foliar, cierre

estomático, pérdida de turgencia, caída de hojas y elevadas temperaturas que reducen directamente el transporte de electrones y la actividad en la rubisco (Valladares et al., 2004; Farooq et al., 2009). Al reducirse la fotosíntesis se producen alteraciones en el metabolismo y finalmente la muerte de la planta (Jaleel et al., 2009).

Las plantas han desarrollado mecanismos de aclimatación como respuesta al EHDA (Orcutt y Nilsen, 2000). Cuando el déficit hídrico se desarrolla lentamente produce cambios en el desarrollo con efectos en el crecimiento de las plantas. Uno de principal importancia es la limitación específica de la expansión foliar (Veste y Wu, 2013). Una rápida expansión foliar puede afectar negativamente la adaptación a la poca disponibilidad de agua. Otro proceso que se modifica es el crecimiento radicular (Hasselquist et al., 2010; Veste y Wu, 2013). La disponibilidad de agua afecta la relación entre el crecimiento de la parte aérea y la raíz; la raíz continúa su desarrollo mientras que la parte aérea deja de crecer por causa del estrés. Así, las plantas son capaces de continuar el desarrollo de sus raíces en búsqueda de agua en zonas más profundas del suelo (Potters et al., 2007; Shao et al., 2008).

#### **ESTRATEGIAS DE LAS PLANTAS FRENTE AL EHDA (EVASIÓN Y RESISTENCIA)**

Las estrategias que las plantas han desarrollado para enfrentar el EHDA se han dividido en dos grupos, de evasión y de resistencia, y aplican tanto para plantas terrestres como acuáticas (Touchette et al., 2007). El mecanismo de evasión hace referencia a la capacidad de algunas plantas para mantener un alto contenido de agua, pese a encontrarse bajo condiciones de EHDA; mientras que la resistencia o tolerancia, es la capacidad que tienen algunas plantas de conservar su funcionamiento en un estado de bajo contenido de agua (Blum, 2009). Como ejemplos de estas estrategias están: la deciduocidad (evasión), característica de algunos árboles que se manifiesta en la reducción estacional de la cobertura aérea y por otro lado la producción de hojas con cutícula gruesa (resistencia), estructuralmente más fuertes y con largo periodo de vida (Taiz y Zeiger, 2007; Reuter et al., 2008).

Otros autores han definido dos grupos de especies por sus estrategias para enfrentar la sequía: especies isohídricas y anisohídricas. Ejemplos de estas dos estrategias son las especies caducifolias y perennifolias, respectivamente. Las especies isohídricas enfrentan el EHDA a través de la regulación de la pérdida de agua en su tejido (Buckley, 2005). Cuando decrece el potencial hídrico del suelo realizan estrategias tales como

la abscisión de hojas o raíces primarias engrosadas y la reducción de la conductancia estomática, logrando así mantener su potencial hídrico en un intervalo tolerable por la planta (Yam et al., 2014). Por el contrario, en las especies anhisohídricas el potencial hídrico disminuye a medida que el potencial hídrico del suelo disminuye con la sequía (Swenson y Enquist, 2007) por lo que para enfrentar el EHDA lo hacen a través de mecanismos tales como la formación de tejidos duros y densos.

Los mecanismos para hacer frente a la sequía pueden cambiar a lo largo del ciclo de vida de las plantas (Poorter y Markesteijn, 2008). Las adaptaciones de las plantas a la sequía han permitido tasas de supervivencia similares entre especies caducifolias y perennifolias. Estos grupos definidos por su longevidad foliar presentan características ecofisiológicas muy contrastantes (Yam et al., 2014). Así, las especies caducifolias generalmente presentan tasas altas de fotosíntesis, por tanto una mayor ganancia de carbono, concentración alta de nitrógeno en las hojas, mayor área foliar específica y mayor capacidad competitiva, aunque son más susceptibles al ataque de herbívoros (Matsuki y Koike, 2006). En general, las plantas caducifolias suelen crecer más rápido y cuentan con una mayor elongación en ramas que las perennifolias; estas últimas, por lo general presentan hojas esclerofilas y paredes celulares engrosadas, cutículas gruesas y cubiertas pelosas o cereas, lo que permite reducir la transpiración cuando la planta se encuentra sometida a EHDA. El área foliar específica es relativamente baja pero tienen una vida más larga, debido a que invierten en compuestos defensivos para disminuir los ataques por herbívoros (Barchuk et al., 2006).

Para reducir la competencia por agua las plantas han desarrollado sistemas de raíces que exploran diferentes horizontes edáficos; las especies caducifolias utilizan el agua de los horizontes superficiales del suelo y las perennifolias usan el agua de los horizontes más profundos (Estrada-Medina et al., 2013). Esta característica de las perennifolias resulta favorable durante los años lluviosos cuando el agua se infiltra en las capas profundas del suelo y permanece como reserva para periodos de baja precipitación (Estrada-Medina, 2009; Estrada-Medina et al., 2013). La estrategia de las especies caducifolias es la abscisión de sus hojas unido a una mayor conductividad hidráulica del xilema y a una mayor eficiencia en el aprovechamiento fotosintético de la escasa agua disponible. Este mecanismo es probablemente lo que hace que las especies caducifolias sean más capaces de soportar la sequía que las perennifolias.

Se considera que existe una gran diversidad entre la magnitud, duración y la variabilidad de

la pérdida de hojas dentro de cada especie y entre años (Williams y Baker, 2008). Se ha determinado que la pérdida de hojas que presentan las especies con algún grado de deciduidad puede estar relacionada por la disponibilidad de agua en el suelo y por factores internos como el envejecimiento de la hoja (Elliott et al., 2006).

### EFICIENCIA DEL USO DEL AGUA (EUA)

La EUA se puede calcular a nivel de hoja o cultivo. En el primer caso se define como la relación entre el carbono asimilado fotosintéticamente y el agua transpirada, lo cual es una medición instantánea y se conoce como la Eficiencia del Uso de Agua fotosintética (EUAf), o también conocida como uso del agua intrínseco o instantáneo. Para su cálculo se emplea la ecuación 1,

$$(1) \quad EUAf = \frac{A}{T}$$

$$(2) \quad A = g_{lc}(c_a - c_i) = g_{lc} * \Delta_c$$

$$(3) \quad T = g_{tw}(w_i - w_a) = g_{tw} * \Delta_w$$

donde A es la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> por unidad de área foliar (mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>); T es la tasa de la transpiración por unidad de área foliar (mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>); g<sub>lc</sub> es el total de la conductancia foliar a CO<sub>2</sub> (mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>); Δ<sub>c</sub> es la fracción de CO<sub>2</sub> obtenida de la resta entre el aire presente fuera de la hoja (c<sub>a</sub>) y el aire en el espacio aéreo intracelular (c<sub>i</sub>) (Ünlü y Steduto, 2000); g<sub>tw</sub> es el total de la conductancia foliar a vapor de agua (mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), Δ<sub>w</sub> es la fracción de vapor de agua, obtenido a partir de la diferencia entre el el aire intracelular (w<sub>i</sub>) y el aire en la capa fuera de la hoja (w<sub>a</sub>).

Cuando la EUA se define como la relación de la ganancia de biomasa (B) – aérea y/o subterránea o cosecha- y el agua perdida en la producción de dicha biomasa, referida como transpiración (T) o evapotranspiración (ET), (ecuaciones 4 y 5) se le conoce como Eficiencia del Uso del Agua de la productividad (EUAp) (Lambers et al., 1998).

$$(4) \quad EUAp = \frac{B}{T}$$

$$(5) \quad EUAp = \frac{B}{ET}$$

El EHDA puede incrementar la EUAf al producir cierre estomático pero solo hasta el punto en que la reducción en la concentración de CO<sub>2</sub> subestomático u otros factores puedan limitar la actividad fotosintética (Lebrija-Trejos et al., 2010).

Cuando el EHDA es muy intenso se produce una disminución en la EUAf por la inhibición de la fijación de CO<sub>2</sub> y la actividad fotosintética. El principal factor que afecta la EUAf es la humedad relativa (HR), debido a que un incremento del déficit de presión de vapor de aire alrededor de la hoja causará un aumento en la temperatura y con ello una mayor transpiración, sin que haya un incremento en la fotosíntesis, por lo que la EUAf disminuirá.

Cuando una planta comienza a verse afectada por EHDA su EUA aumenta pero su rendimiento disminuye; sin embargo, en casos extremos de EDHA tanto la EUA como el rendimiento disminuyen. El aumento de la EUAp en condiciones de EHDA se ha puesto en práctica como una estrategia para conocer la cantidad de agua mínima que requiere una especie para mantener una cierta productividad bajo condiciones específicas (Luna-Flores et al., 2012).

### CONCLUSIONES

El Estrés Hídrico por Déficit de Agua (EHDA) limita el funcionamiento óptimo de las plantas por efecto de una baja disponibilidad de agua. Cuando éste tipo de estrés hídrico se desarrolla lentamente, las plantas presentan respuestas de aclimatación a nivel morfológico y fisiológico. Entre las adaptaciones más conocidas que las plantas han desarrollado para enfrentar este estrés están: la deciduocidad, la producción de hojas con cutícula gruesa, el ajuste osmótico, disminución de la expansión foliar y aumento del crecimiento radicular. El EHDA limita el rendimiento en sistemas agrícolas. El cálculo de la eficiencia del uso de agua de la productividad (EUAp) es una herramienta que puede servir para conocer las exigencias de agua de una planta o cultivo y su rendimiento bajo ciertas condiciones específicas de crecimiento.

### AGRADECIMIENTOS

Al CONACYT por la beca de maestría otorgada al primer autor. Al PROAFT, FORDECYT y a los proyectos: CONACYT Clave SISTPROY: FMVZ-09-0013 y PROMEP Clave SISTPROY: FMVZ-2010-0016 por el apoyo otorgado para la realización de la presente investigación.

### LITERATURA CITADA

- Allen, R. G. 2006. Evapotranspiración del cultivo: Guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos. FAO, Roma, Italia.
- Bacon, M. A. 2004. Water use efficiency in plant biology. Blackwell, Oxford, United Kingdom.
- Bailey-Serres, J., and L.A.C.J. Voesenek. 2008. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annu. Rev. Plant Biology* 59:313-339.
- Barchuk, A.H., E.B. Campos, C. Oviedo, y M. Díaz. 2006. Supervivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas del Chaco Árido sometidas a remoción de la biomasa aérea. *Ecol. Austral* 16(1):47-61. Disponible en: [http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1667782X2006000100005&lng=es](http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1667782X2006000100005&lng=es). [Consultado 01 diciembre 2010]
- Bastide, B., Sipes, D., Hann, J., and Ting, I. P. 1993. Effect of severe water stress on aspects of Crassulacean acid metabolism in Xeropsycyos. *Plant Physiology* 103:1089-1096.
- Blum, A. 2009. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research* 112:119-123.
- Borghetti, M., J. Grace, and A. Raschi, 2009. Water transport in plants under climatic stress. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Buckley, T.N. 2005. The control of stomata by water balance. *New Phytologist* 168:275-292.
- Canche, C.C., and A. Canto. 2014. Distylous traits in *Cordia dodecandra* and *Cordia sebestena* (Boraginaceae) from the Yucatan Peninsula. *Botanical Sciences* 92(2):289- 297.
- Casierra, P.F., y N.E Gómez. 2008. Crecimiento foliar y radical en plantas de fique (*Furcraea castilla* y *F. macrophylla*) bajo estrés por encharcamiento. *Agronomía Colombiana* 26(3):381-387.
- Cervera, C., and V. Parra. 2009. Seed germination and seedling survival traits of invasive and non-invasive congeneric *Ruellia* species (Acanthaceae) in Yucatan, Mexico. *Plant Ecol.* 205:285-293.
- Choat, B., M.C. Ball, J.G. Luly., and J.A.M. Holtum. 2005. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees - Structure and Function* 19:305-311.
- Cregg, B. 2004. Improving drought tolerance of trees. Theoretical and practical considerations. *Acta Hort.* 630:147-158.
- Elliott, S., P.J. Baker, and R. Borchert. 2006. Leaf flushing during the dry season: the paradox of Asian monsoon forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 15:248-257.
- Estrada-Medina, H. 2009. Importance of the subsurface limestone and pockets of soil as sources of water for tree species in Yucatan, Mexico. Tesis Doctoral. University of California, Riverside, USA.
- Estrada-Medina, H., R.C. Graham, M.F. Allen,

- J.J. Jiménez-Osornio, and S. Robles-Casolco. 2013. The importance of limestone bedrock and dissolution karst features on tree root distribution in northern Yucatán, México. *Plant Soil* 362:37-50.
- Eubanks, E., J.C. Cervera, J.L. Andrade, and P. Jackson. 2006. Physiological differences among three tree species of a tropical dry deciduous forest. The Ecological Society of America. Conferencia Internacional. 8 al 12 de enero. Mérida, Yucatán, México.
- Farooq, M., A. Wahid, N. Kobayashi, D. Fujita, and S.M.A. Basra. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron. Sustain. Dev.* 29:185-212.
- Garau, A.M., C.M. Ghersa, J.H. Lemcoff, and J.J. Barañao. 2009. Weeds in *Eucalyptus globulus* subsp. *maidenii* (F. Muell) establishment: Effects of competition on sapling growth and survivorship. *New Forests* 37:251-264.
- Giráldez, J. V.K., Vanderlinden, y H. F. M. ten Berge. 1999. La evaporación del agua del suelo bajo control atmosférico. En J. Álvarez Benedí, y P. Marinero. 2003. Estudios de la zona no saturada del suelo: Actas de las IV Jornadas sobre Investigación en la Zona no Saturada del Suelo, 3-6 de noviembre de 1999. Instituto Tecnológico Agrario de Castilla y León, Valladolid, España.
- Hasselquist, N.J., M.F. Allen, and L.S. Santiago. 2010. Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia* 164:881-890.
- Jaleel, C.A., P. Manivannan, A. Wahid, M. Farooq, R. Somasundaram, and R. Panneerselvam. 2009. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *Int. J. Agric. Biol.* 11:100-105.
- Jefferson, S.H. 2007. Seed and seedling survival of African mahogany (*Entandrophragma* spp.) in the Central African Republic: Implications for forest management. *Forest Ecology and Management* 255:292-229.
- Lambers, H., F.S. Chapin, and T.L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. 540 p. Springer, New York, USA.
- Lang I., S. Sassmann, B. Schmidt, and G. Komis. 2014. Plasmolysis: Loss of turgor and beyond. *Plants* 3(4):583-593.
- Lebrija-Trejos, E, E.A. Perez-García, J.A. Meave, F. Bongers, and L. Poorter. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91:386-398.
- Leuzinger, S., G. Zotz, R. Asshoff, and C. Körner. 2005. Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe. *Tree Physiology* 25(6):641-650.
- Li, J., X.-Q. Wang, M. B. Watson, and S. M. Asmann. 2000. Regulation of abscisic acid-induced stomatal closure and anion channels by guard cell AAPK kinase. *Science* 287:300-303.
- Lisar, S.Y.S., R. Motafakkerzad, M.M. Hossain, and I.M.M. Rahman. 2012. Water stress in plants: Causes, effects and responses. In *Water stress. I. M.M. Rahman and H. Hasegawa (eds.)* ISBN: 978-953-307-963-9, Available in <http://www.intechopen.com/articles/show/title/water-stress-in-plants-causes-effects-and-responses>. (Verified 04 Mayo. 2015)
- Luna-Flores W., H. Estrada-Medina., J. Jiménez-Osornio y L. L. Pinzón-López. 2012. Efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento y eficiencia del uso del agua en plántulas de tres especies arbóreas caducifolias. *Terra Latinoamericana* 30(4):343-353.
- Matsuki, S., and Koike, T. 2006. Comparison of leaf life span, photosynthesis and defensive traits across seven species of deciduous broad-leaf tree seedlings. *Annals of Botany* 97:813-817.
- McDowell, N., W.T. Pockman, C.D. Allen, D.D. Breshears, N. Cobb, T. Kolb, J. Plaut, J. Sperry, A. West, D.G. Williams, and E.A. Yezpe. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178:719-739.
- Medrano, H., J. Bota, J. Cifre, J. Flexas, M. Ribas-Carbó, y J. Gulías. 2007. Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones Geográficas* 43:63-84.
- Munns, R., and M. Tester. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59:651-81.
- Öpik, H. y S.A. Rolfe. 2005. *The physiology of flowering plants*. 4<sup>th</sup> ed. Cambridge University Press, New York, USA.
- Orcutt, D.M., and E.T. Nilsen. 2000. *The physiology of plants under stress: Soil and biotic factors*. John Wiley, New York, USA.
- Pelegrín-Gil, E., I. Aranda, J.J. Peguero-Pina, y A. Vilagrosa. 2005. El continuo suelo-planta-atmósfera como un modelo integrador de la ecofisiología forestal. *Invest. Agrar.: Sist. Recur. For.* 14(3):358-370.
- Pimienta-Barrios E., J. Zaduño-Hernández, y J. García Galindo. 2006. Fotosíntesis estacional en plantas jóvenes de *Agave tequilana*. *Agrociencia* 40:699-709.
- Poorter, L., y L. Markesteijn. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* 40:321-331.
- Potters, G., T.P. Pasternak, Y. Guisez, K.J. Palme,

- and M.A.K. Jansen. 2007. Stress-induced morphogenic responses: growing out of trouble? *Trends Plant Sci.* 12(3):99-105.
- Querejeta, J.I. 2007. Water source partitioning among trees growing on shallow karst soils in a seasonally dry tropical climate. *Oecologia* 152:26–36.
- Reuter, M., H. Tiessen, O. Jiménez, J. Pohlen, and P.L. Vlek. 2008. Establishment of *Cordia dodecandra* A. DC. with *Bixa orellana* L. on calcareous soils in Yucatán, Mexico. En Shibu J. and A.M. Gordon. *Toward Agroforestry Design: An Ecological Approach*. Springer, Florida, USA.
- Shao, H.B., L.Y. Chu, C.A. Jaleel, and C.X. Zhao. 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *C.R. Biol.* 331(3):215-225.
- Swenson, N.G., and B.J. Enquist. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its communitywide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94(3):451–459.
- Taiz, L., and E. Zeiger. 2007. *Plant physiology das Original mit Übersetzungshilfen*. 4<sup>th</sup> ed. Spektrum Akad. Verl. Heidelberg, Germany.
- Touchette, B.W. L.R. Iannacone, C.E. Turner and A.R. Frank, Adam R. 2007. Drought tolerance versus drought avoidance: A comparison of plant-water relations in herbaceous wetland plants subjected to water withdrawal and repletion. *Wetlands* (27)3:656-667.
- Ünlü, M., and P. Steduto. 2000. Comparison of fotosynthetic water use efficiency of sweet sorghum at canopy and leaf scales. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 24:519-525.
- Valladares, F., A. Vilagrosa, J. Peñuelas, R. Ogaya, J.J. Camarero, L. Corcuera, S. Sisó, y E. Gil-Pelegrín. 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. En F. Valladares. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. 2<sup>a</sup> ed. Ministerio del Medio Ambiente. EGRAF, S.A., Madrid, España.
- Veste, M.K., and W.U. Kriebitzsch. 2013. Influence of drought stress on photosynthesis, transpiration, and growth of juvenile black locust (*Robinia pseudoacacia* L). *Forstarchiv.* 84(2):35–42.
- Williams, L.J., and P.J. Baker. 2008. Deciduousness in a seasonal tropical forest in western Thailand: interannual and intraspecific variation in timing, duration and environmental cues. *Oecologia* 155:571–582.
- Wu, F., W. Bao, F. Li, and N. Wu. 2008. Effects of drought stress and N supply on the growth, biomass partitioning and water use efficiency of *Sophora davidii* seedlings. *Environ. Exp. Bot.* 63:248-255.
- Yam, Ch.C., P.M. Escalante, y R.R. Morales. 2014. Crecimiento de plantas jóvenes de *Cordia dodecandra* (Boraginaceae) en tres etapas sucesionales de vegetación en Calotmul, Yucatán. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:589-597.