



**COLEGIO DE POSTGRADUADOS**  
**INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN**  
**EN CIENCIAS AGRÍCOLAS**

**CAMPUS MONTECILLO**  
**RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD**  
**FISIOLOGÍA VEGETAL**

**EFFECTO DEL SECADO PARCIAL DE LA**  
**RAÍZ EN EL CRECIMIENTO, INTERCAMBIO**  
**DE GASES Y RENDIMIENTO DEL TOMATE**  
*(Lycopersicon esculentum Mill.)*

**HUITZIMÉNGARI CAMPOS GARCÍA**

**T E S I S**

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS**

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2007

La presente tesis titulada “Efecto del secado parcial de la raíz en el crecimiento, intercambio de gases y rendimiento del tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.)”, realizada por el alumno **HUITZIMÉNGARI CAMPOS GARCÍA**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRO EN CIENCIAS**  
**RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD**  
**FISIOLOGÍA VEGETAL**

**CONSEJO PARTICULAR**

CONSEJERO



Dr. Carlos Trejo López

ASESOR



Dra. Cecilia B. Peña Valdivia

ASESOR



Dr. Carlos Ramírez Ayala

ASESOR



Dr. Prometeo Sánchez García

## AGRADECIMIENTOS

Al pueblo de México que por intermediación del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología me otorgó una beca económica para cursar mis estudios en el Colegio de Postgraduados y realizar la presente investigación.

Quiero agradecer al Dr. Carlos Trejo López por su ingenio, tiempo, guía y apoyo que recibí a lo largo de mi formación en el Colegio de Postgraduados, así como su amistad incondicional y particular visión del mundo.

Un gran agradecimiento a la Dra. Cecilia B. Peña Valdivia por su orientación y buen humor a lo largo de este proyecto. Particularmente quiero agradecerle la cuidadosa lectura del reporte, así como los valiosos comentarios y aportes para la mejora del mismo.

Agradezco al Dr. Carlos Ramírez Ayala por sus precisos comentarios acerca de la concepción del proyecto experimental y sus valiosos consejos en la implementación práctica del mismo, así como su compañía y seguimiento de la investigación en campo.

Agradezco rotundamente al Dr. Prometeo Sánchez García por el conocimiento y experiencia otorgada en la realización de esta investigación, particularmente en lo referente a la nutrición y cultivo del tomate.

Agradezco a la M.C. Ana Berta Galicia por sus invaluable consejos y asistencia técnica en el laboratorio, así como su amistad y grata disposición para solventar cualquier eventualidad.

Un profundo agradecimiento al Dr. Humberto Vaquera Huerta por su invaluable orientación y ayuda en el diseño y análisis estadístico del presente experimento.

Por último quiero agradecer a toda la gente que he conocido dentro y fuera del Colegio de Postgraduados, compañeros y amigos que hacen más agradable así como enriquecedor el crecimiento profesional y humano.

#### DEDICATORIA

A mi familia Rodolfo, Guadalupe, Yuritziri, Mónica y Tonatiu, fuente inagotable de amor y fortaleza que me permite continuar adelante a cada instante, gracias por su apoyo incondicional en todo lo que hago y sobre todo gracias por hacer posible el que yo escribiera estas líneas, mi amor es de ustedes.

## ÍNDICE

	Página
ÍNDICE DE CUADROS.....	vi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN.....	x
SUMMARY.....	xi
I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA.....	3
2.1. El agua: Situación general.....	3
2.1.1. El agua en México.....	3
2.1.2. Uso del agua en el sector agrícola.....	4
2.2. Eficiencia en el uso del agua en las plantas.....	6
2.3. Intercambio de gases y uso del agua en las plantas.....	8
2.4. Señales hidráulicas.....	10
2.5. Señales químicas.....	13
2.5.1. Ácido abscísico (ABA).....	15
2.5.2. pH de la savia del xilema.....	17
2.5.3. Iones inorgánicos.....	19
2.5.4. Otras moléculas señal.....	20
2.6. Secado parcial de la raíz (SPR).....	21
2.7. Descripción y características del tomate.....	26
2.7.1. Descripción botánica.....	27
III. OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	28

3.1. Objetivo general.....	28
3.2. Objetivos particulares.....	28
3.3. Hipótesis general.....	29
3.4. Hipótesis particulares.....	29
IV. MATERIALES Y MÉTODOS.....	31
4.1. Condiciones de crecimiento y material vegetal.....	31
4.2. Tratamientos y diseño experimental.....	33
4.3. Contenido de humedad en el sustrato.....	34
4.4. Relaciones hídricas.....	35
4.5. Crecimiento.....	36
4.6. Elongación foliar.....	36
4.7. Intercambio de gases.....	36
4.8. Determinación de prolina.....	37
4.9. Calidad del fruto.....	38
4.10. Análisis nutrimental.....	39
4.11. Análisis estadístico.....	39
V. RESULTADOS.....	41
5.1. Contenido de agua en el sustrato.....	41
5.2. Estado hídrico de la planta.....	41
5.3. Crecimiento vegetativo.....	44
5.4. Intercambio de gases en las hojas.....	46
5.5. Producción y calidad del fruto.....	48
5.6. Contenido de prolina en las hojas.....	51

5.7. Contenido nutrimental del vástago.....	52
5.8. Extracción nutrimental del vástago.....	55
VI. DISCUSIÓN.....	58
6.1. Relaciones hídricas.....	58
6.2. Crecimiento vegetativo y foliar.....	59
6.3. Intercambio de gases y eficiencia en el uso del agua.....	62
6.4. Producción y rendimiento.....	69
6.5. Calidad del fruto.....	73
6.6. Ajuste osmótico y acumulación de prolina.....	75
6.7. Estado nutrimental del vástago.....	77
VII. CONCLUSIONES.....	83
VIII. RECOMENDACIONES.....	85
IX. LITERATURA CITADA.....	86

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro	Título	Pág.
2.1.	México: Volúmenes de agua concesionados para su uso (km <sup>3</sup> anuales).....	5
4.1.	Composición química de la solución nutritiva de Steiner.....	33
5.1.	Atributos del rendimiento y pudrición apical en plantas de tomate sometidas a cuatro niveles de humedad.....	49
5.2.	Parámetros de calidad del fruto y contenido de prolina en plantas de tomate sometidas a cuatro niveles de humedad.....	50
5.3.	Concentración nutrimental del vástago de plantas de tomate sometidas a cuatro niveles de humedad.....	53
5.4.	Diagnóstico nutrimental de plantas de tomate sometidas a cuatro niveles de humedad, en la etapa de producción del cuarto racimo mediante la comparación con las normas publicadas por Jones <i>et al.</i> (1991).....	54
5.5.	Extracción nutrimental del vástago de plantas de tomate sometidas a cuatro niveles de humedad.....	56



## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Título	Pág.
2.1.	Representación del mecanismo de señalización del ABA en la planta. En el lado izquierdo se representa un déficit hídrico y en el lado derecho un suministro adecuado de agua. Once partes del proceso son resaltadas y cada una puede afectar el proceso de señalización (Sauter <i>et al.</i> , 2001).....	16
2.2.	Diagrama del corte transversal de una hoja que muestra el flujo de ABA del xilema a las células oclusivas (objetivo). En condiciones de riego adecuado ( $pH_{xil}$ 6.3; lado derecho) el ABA es redistribuido hacia el mesófilo y la epidermis mediante una trampa aniónica. En una savia del xilema más alcalina (lado izquierdo), el $ABA_{xil}$ permanece alto y promueve el cierre estomático, inclusive puede haber liberación de ABA por el mesófilo (Sauter <i>et al.</i> , 2001).....	18
4.1.	Plántula de tomate ( <i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.) con el sistema radical dividido en dos porciones, cada una con aproximadamente el 50 % de la raíz.....	32
4.2.	Esquema que muestra el sistema de raíz dividida en plantas de tomate ( <i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.) y la alternancia de humedad en el sustrato.....	32
5.1.	Variación en el contenido de agua volumétrico del sustrato ( $\theta$ ) en plantas de tomate sometidas a cuatro niveles de humedad: Testigo (A), en el que la humedad aprovechable residual (HAR) en el sistema radical completo se permitió llegara hasta un 90 %; SPR90-30 (B), en donde en un lado de la raíz dividida la HAR se permitió llegara al 90 % y el otro al 30 %; PRD70-30 (C), en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 70 % y el otro al 30 %; y PRD50-30 (D), en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 50 % y el otro al 30 %. Cuando cada uno de los tratamientos alcanzaba los niveles deseados de HAR entonces se aplicaba el riego. Similarmente, cuando en un lado la HAR alcanzaba valores $\leq 30$ % el riego se invertía. Los círculos sombreados corresponden al lado izquierdo y los claros el lado derecho del sistema radical dividido ( $n = 7$ ).....	42
5.2.	Cambios en el potencial hídrico de la hoja en el tiempo (A) y potencial hídrico foliar promedio (B) en plantas de tomate bajo cuatro niveles de	

- humedad, testigo, en el que la humedad aprovechable residual (HAR) en el sistema radical completo se permitió llegara hasta un 90 %; SPR90-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR se permitió llegara al 90 % y el otro al 30 %; PRD70-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 70 % y el otro al 30 %; y PRD50-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 50 % y el otro al 30 %. Cuando cada uno de los tratamientos alcanzaba los niveles deseados de HAR entonces se aplicaba el riego. Similarmente, cuando en un lado la HAR alcanzaba valores  $\leq 30$  % el riego se invertía. Cada punto es el promedio  $\pm$  el error estándar ( $n = 5$ ). Letras diferentes entre tratamientos denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  mediante la prueba de Tukey..... 43
- 5.3. Biomasa seca final de hoja y tallo (A), y área foliar (B) en relación al contenido de agua del sustrato promedio en plantas de tomate sujetas a cuatro niveles de humedad a los 172 días después de la siembra. El contenido de agua volumétrico promedio del testigo, SPR90-30, SPR 70-30 y SPR50-30 fueron  $22.3 \pm 0.18$ ,  $17.7 \pm 0.27$ ,  $15.9 \pm 0.16$  y  $14.7 \pm 0.28$  % respectivamente. Las barras en cada punto representan  $\pm$  el error estándar ( $n = 5$ ). La regresión lineal ajustada a cada variable generó valores de  $P$  de 0.0056 y 0.0242 para hoja y tallo en (A), y  $< 0.0001$  para el área foliar en (B)..... 44
- 5.4. Elongación foliar (A) y longitud promedio del foliolo (B) de plantas de tomate bajo cuatro niveles de humedad, testigo, en el que la humedad aprovechable residual (HAR) en el sistema radical completo se permitió llegara hasta un 90 %; SPR90-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR se permitió llegara al 90 % y el otro al 30 %; PRD70-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 70 % y el otro al 30 %; y PRD50-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 50 % y el otro al 30 %. Cuando cada uno de los tratamientos alcanzaba los niveles deseados de HAR entonces se aplicaba el riego. Similarmente, cuando en un lado la HAR alcanzaba valores  $\leq 30$  % el riego se invertía. Los datos son el promedio  $\pm$  el error estándar ( $n = 3$ ). Letras diferentes entre tratamientos denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  mediante la prueba de Tukey..... 45
- 5.5. Transpiración (A), conductancia estomática (B), tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  (C) y eficiencia en el uso del agua instantánea (D) en plantas de tomate bajo cuatro niveles de humedad, testigo, en el que la humedad aprovechable residual (HAR) en el sistema radical completo se permitió llegara hasta un 90 %; SPR90-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR se permitió llegara al 90 % y el otro al 30 %; PRD70-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 70 % y el otro al 30 %; y PRD50-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 50 % y el otro al 30 %. Cuando cada

uno de los tratamientos alcanzaba los niveles deseados de HAR entonces se aplicaba el riego. Similarmente, cuando en un lado la HAR alcanzaba valores  $\leq 30\%$  el riego se invertía. Cada punto es el promedio  $\pm$  el error estándar ( $n = 8$ ). Letras diferentes entre tratamientos denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  mediante la prueba de Tukey..... 47

6.1. Agua de riego utilizada en el cultivo de tomate bajo cuatro niveles de humedad, testigo, en el que la humedad aprovechable residual (HAR) en el sistema radical completo se permitió llegara hasta un 90 %; SPR90-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR se permitió llegara al 90 % y el otro al 30 %; PRD70-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 70 % y el otro al 30 %; y PRD50-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 50 % y el otro al 30 %. Cuando cada uno de los tratamientos alcanzaba los niveles deseados de HAR entonces se aplicaba el riego. Similarmente, cuando en un lado la HAR alcanzaba valores  $\leq 30\%$  el riego se invertía..... 68

## RESUMEN

Se estudió el efecto de tres niveles de secado parcial de la raíz (SPR) en comparación con riego convencional, en términos de intercambio de gases, relaciones hídricas, crecimiento, ajuste osmótico, rendimiento, calidad del fruto, estado nutrimental y eficiencia en el uso del agua en tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Se aplicaron cuatro tratamientos: Testigo, en el que la humedad aprovechable residual (HAR) en el sistema radical completo se permitió llegara hasta un 90 %; SPR90-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR se permitió llegara al 90 % y el otro al 30 %; PRD70-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 70 % y el otro al 30 %; y PRD50-30 en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 50 % y el otro al 30 %. Cuando cada uno de los tratamientos alcanzaba los niveles deseados de HAR entonces se aplicaba el riego. Igualmente, cuando en un lado la HAR alcanzaba valores  $\leq 30$  % el riego se cambiaba de lado. Los resultados mostraron una disminución significativa del potencial hídrico foliar hasta del 14 % en las plantas con SPR en comparación con el testigo. La acumulación de materia seca en hojas y tallo fue menor en las plantas con SPR en comparación con la testigo. Similarmente, las plantas con SPR presentaron tasas menores de elongación del foliolo y menor longitud del mismo, lo que disminuyó la producción de área foliar hasta en un 42 % en comparación con el testigo. La conductancia estomática y la tasa transpiratoria fue menor en las plantas con SPR hasta en un 31 y 18 % respectivamente en comparación con el testigo, sin embargo la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> fue similar entre los tratamientos. La mínima variación en la fotosíntesis y la reducción de la transpiración en las plantas con SPR, aumentó la eficiencia en el uso del agua instantánea en un 28, 25 y 33 % en los tratamientos SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30 respectivamente en comparación con el testigo. En todos los tratamientos la prolina no se acumuló en niveles suficientes para generar un ajuste osmótico. El rendimiento y número de frutos no varió entre los tratamientos. Sin embargo, el contenido de materia seca del fruto disminuyó en las plantas con SPR. No se observaron diferencias en el contenido de sólidos solubles, solo un aumento en la acidez titulable del 25 % en SPR50-30, mientras que la firmeza de los frutos aumentó hasta un 31 % en las plantas con SPR. Los cambios y la limitación del contenido de agua del sustrato modificaron la concentración de calcio, magnesio, sodio y boro en la parte aérea de las plantas con SPR en comparación con el testigo, mientras que la concentración de cobre se redujo en SPR50-30. A su vez, se redujo la extracción de nutrimentos como el nitrógeno, fósforo, potasio, cobre y hierro en las plantas con SPR, mientras que la de sodio aumentó en SPR90-30 en comparación con el testigo. Finalmente, el SPR permitió un ahorro en el agua de riego hasta del 46 %. De esta manera, la implementación del secado parcial de la raíz parece ser una opción viable para la producción de tomate en zonas que presentan problemas de abastecimiento de agua, pues permite el mantenimiento del rendimiento y a la vez optimiza la utilización del recurso hídrico.

*Palabras clave:* Secado parcial de la raíz; intercambio de gases; eficiencia en el uso del agua; rendimiento; calidad del fruto; tomate.

## SUMMARY

It was evaluated the effect of three levels of partial rootzone drying (PRD) irrigation technique compared with conventional irrigation on gas exchange, water relations, plant growth, osmotic adjustment, yield, fruit quality, nutrient status and water use efficiency in tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Four treatments were tested: Control, in which readily available water (RAW) in the whole root system was allowed to fell up to 90 %; PRD90-30, where on one side of the divided root RAW was allowed to fell up to 90 %, and on the other side it was allowed to fell up to 30 %; PRD70-30, where on one side of the divided root RAW was allowed to fell up to 70 %, and on the other side it was allowed to fell up to 30 %; and PRD50-30 where on one side of the divided root RAW was allowed to fell up to 50 %, and on the other side it was allowed to fell up to 30 %. When each of the treatments reached the desired RAW levels they were then irrigated. At the same time when on one side RAW reached values  $\leq 30$  % irrigation was shifted. The results showed a significant decrease in leaf water potential until 14 % in plants under PRD compared to control. Both leaves and stem dry biomass allocation decreased in function of soil water content in PRD plants compared with control. Likewise, PRD plants had slow leaflet elongation rates and less mean leaflet length, this response decreased leaf area until 42 % compared with control. Both stomatal conductance and transpiration rate were reduced in PRD plants until 31 and 18 % respectively compared with control, however leaf CO<sub>2</sub> assimilation rate was similar among treatments. Small variation in photosynthesis and reduced transpiration rate in treatments PRD90-30, PRD70-30 and PRD50-30 improved instant water use efficiency in 28, 25 and 33 % respectively compared with control. In plants under all treatments proline did not accumulate sufficiently to cause osmotic adjustment. Yield and fruit number did not show significant differences among treatments. However, fruit dry weight was low in PRD plants compared with control. Treatments did not have significant effect on sugar accumulation in tomato fruits and only a 25% significant increment in titratable acidity in PRD50-30, but PRD treatments increased fruit firmness up to 31 %. Both, changes and soil water content limitations in PRD plants shifted calcium, magnesium, sodium and boron contents in shoot, while copper content was reduced in PRD50-30 treatment. Nutrient extraction was reduced like nitrogen, phosphorus, potassium, copper and iron in PRD plants, while sodium was increased in PRD90-30 treatment. Finally, PRD treatments had a water saving up to 46 %. PRD implementation could be an option for tomato production in zones with water shortages, maintaining yield and optimizing water resources.

*Key words:* Partial rootzone drying; gas exchange; water use efficiency; yield; fruit quality; tomato.

## I. INTRODUCCIÓN

Grandes áreas terrestres se encuentran sujetas a periodos de sequía, las cuales podrían aumentar como consecuencia del cambio climático global (Solomon y Cramer, 1993); además, el agua disponible para la agricultura es un recurso que estará cada vez más restringido. En México, las prácticas de irrigación pueden afectar el ambiente debido al consumo de las reservas acuíferas superficiales y subterráneas, como en la zona norte del país y el Valle de México (INEGI, 1998; CNA, 2005). El mayor volumen de agua que se consume se destina al riego agrícola, el cual representa 83 % del total de 186.7 millones m<sup>3</sup> (INEGI, 1998); por ello, las prácticas de riego pueden reducir la sustentabilidad de grandes áreas de irrigación, particularmente en las que un cuerpo único de agua es utilizado para riego y para agua potable.

En algunas especies vegetales varios aspectos del crecimiento y desarrollo están controlados por señales químicas generadas en las raíces que se encuentran en contacto con el suelo seco (Davies *et al.*, 2002; Sobeih *et al.*, 2004). Dichas señales transportadas vía xilema actúan para reducir la transpiración y el área foliar (Davies *et al.*, 2002). Así, mediante cambios en las técnicas de irrigación, es posible manipular la conductancia estomática y mejorar la eficiencia del uso del agua (Loveys *et al.*, 2000). Como resultado, se ha desarrollado una técnica de irrigación que ha sido llamada “secado parcial de la raíz” (SPR), en la cual se riega la mitad del sistema radical de la planta, y a la otra mitad se le mantiene en condiciones de sequía; el tratamiento se alterna de manera sucesiva para permitir que el lado seco sea regado y sostener así el efecto del secado parcial por un periodo de tiempo indefinido (Loveys *et al.*, 2000; Kang *et al.*, 2001). La implementación

de la técnica de SPR es relativamente simple y requiere solamente de la adaptación del sistema de riego de tal manera que permita que el sistema radical de la planta pueda ser expuesto simultáneamente a dos condiciones de humedad, una con alto contenido de agua en el sustrato y la otra de sequía (Stoll *et al.*, 2000). Cuando el sistema es optimizado, el comportamiento estomático, el estado hídrico del vástago y el crecimiento foliar pueden ser regulados de manera tal que la eficiencia en el uso del agua puede aumentar de manera significativa, manteniendo la producción y mejorando la calidad de los frutos (Davies *et al.*, 2002; Dos Santos *et al.*, 2003). Por tanto, la eficiencia en el uso del agua de las plantas cultivadas puede verse beneficiada con este tipo de irrigación, con la posibilidad adicional de mantener el rendimiento y mejorar la calidad de los productos cosechados en ambientes con escaso abastecimiento de agua (Davies *et al.*, 2002). En este trabajo se evaluó el efecto de tres niveles de secado parcial de la raíz en la fisiología y productividad del tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) y se comparó con el riego convencional, en términos de intercambio de gases, relaciones hídricas, crecimiento, rendimiento, ajuste osmótico, contenido nutrimental, calidad del fruto y eficiencia en el uso del agua.

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

### 2.1. El agua: Situación general

El 70 % de la superficie terrestre está cubierta por agua, sin embargo, sólo el 2.5 % de ésta es agua potable, la cual se encuentra principalmente en los casquetes polares de Groenlandia y la Antártica. Se estima que sólo el 1 % del agua potable mundial se encuentra disponible, como humedad del suelo, lagos, ríos, reservorios y acuíferos subterráneos. Esto representa solamente cerca del 0.007 % del agua del planeta Tierra (Zhang y Yang, 2004). Además, más del 70 % de ésta agua es utilizada en la agricultura mundial. En 1900, cerca de 600 km<sup>3</sup> de agua fueron utilizados en la agricultura y para el 2000 este cifra aumentó ha 3100 km<sup>3</sup>. El total de esta agua es utilizada para regar aproximadamente 240 millones de hectáreas de plantas cultivadas (Zhang y Yang, 2004). En promedio, la producción agrícola con riego es dos veces y media más productiva que la de temporal. El agua para riego puede provenir de una gran variedad de fuentes, incluyendo ríos y depósitos o acuíferos subterráneos. Los cambios en los niveles de agua disponible en dichas fuentes sugieren que las prácticas de riego presentes son, en general, insostenibles (Loveys *et al.*, 2004).

#### 2.1.1. El agua en México

Los recursos de agua dulce de México lo ubican como uno de los países con riqueza media en este recurso, con una disponibilidad anual *per capita* aproximada de 5000 m<sup>3</sup> (INEGI, 1998). Las fuentes de agua dulce son tanto superficiales como subterráneas; en el primer caso se trata de cuerpos de agua, como lagos, lagunas, presas y corrientes, en tanto



que las fuentes de agua subterránea son mantos acuíferos constituidos por arena, grava o roca que contienen agua. Las diversas cuencas hidrológicas del país son alimentadas principalmente con el 28 % del agua de lluvia que se precipita anualmente sobre el territorio nacional (el 72 % restante retorna a la atmósfera mediante fenómenos de evaporación y transpiración). Es importante señalar que la precipitación pluvial que recibe el país es irregular tanto espacial como temporalmente, por lo que la mitad del promedio anual de precipitaciones se registra en el sureste y parcialmente en el centro y Pacífico central, extensión que equivale al 30 % del territorio nacional, y en contraste, sólo un 30 % del volumen medio anual de las precipitaciones se presenta en la mitad norte del territorio nacional (INEGI, 1998). Dicha heterogeneidad en los patrones de distribución pluvial ha tenido consecuencias negativas, en la zona norte del país, donde los periodos de sequía han reducido notablemente las reservas de agua para riego y uso doméstico. Bajo este contexto, el reporte de la Comisión Nacional del Agua correspondiente al primer trimestre de 1996, indicaba que en el noroeste del país las presas se encontraban al 18.1 % de su capacidad; en el noroeste al 21.8 %; en el centro al 40.4 % y en el sur al 68 % (INEGI, 1998). Aunado a esto, existen en general problemas de disponibilidad del recurso porque las recargas de agua son menores a las extracciones, principalmente en la zona norte del país y en el Valle de México, lugares donde el balance en la disponibilidad de agua es negativo.

### **2.1.2. Uso del agua en el sector agrícola**

Con respecto al uso del agua en México, el mayor volumen que se consume se destina a las actividades agropecuarias, lo que representa aproximadamente el 77 % del total, el 13 %

se destina al abastecimiento de agua por medio de redes públicas a las poblaciones y el 10 % a la industria (Cuadro 2.1.).

**Cuadro 2.1.** México: Volúmenes de agua concesionados para su uso (km<sup>3</sup> anuales)

Uso	Volumen total	Porcentaje de extracción
Agropecuario	56.1	77
Abastecimiento público	9.6	13
Industria autoabastecida	6.9	10
Total nacional	72.6	100

Comisión Nacional del Agua. En: Estadísticas del agua en México, 2004. México, 2006.

La tierra para uso agrícola en México representa una superficie aproximada de 20 millones de hectáreas, de las que 6.2 millones son de riego y el resto de temporal. El volumen de agua que se extrae al año para este uso es de 61.2 km<sup>3</sup>; las mayores proporciones se extraen de las regiones Lerma-Balsas y Noroeste (INEGI, 1998). Entre los problemas de la producción agrícola que derivan del uso inadecuado del agua para riego, están: la pérdida del 35 % del volumen extraído debida a evaporación o a fallas en la conducción; de los 40 km<sup>3</sup> (65 % del total) aprovechados, 12 km<sup>3</sup> regresan al ciclo hidrológico por infiltración, arrastrando consigo residuos de pesticidas y fertilizantes que favorecen la proliferación de maleza acuática y disminuyen la calidad del agua que vuelve a ser extraída. Además, el 92 % de la superficie de riego utiliza el método de gravedad y en muchos casos se emplea el riego por inundación sin control, lo que ocasiona desperdicios y

baja eficiencia en el aprovechamiento (INEGI, 1998). Si la tendencia actual en el sector agrícola continúa como hasta ahora, uno de los posibles escenarios para el año 2025 es que se incorporen al riego 490 mil hectáreas, lo que incrementaría la demanda de agua y cuyo volumen de agua utilizado sería para dicho año de 91 mil millones de metros cúbicos (CNA, 2006). De esta manera, existe una gran presión hacia los especialistas en riego para generar mejoras en la eficiencia en el uso del agua debido a que las presentes prácticas de riego son claramente insostenibles.

## **2.2. Eficiencia en el uso del agua en las plantas**

Un proceso clave en la colonización de los ambientes terrestres por las plantas ha sido la creación de mecanismos que les permiten controlar la pérdida de agua mientras se continúa fijando carbono en la fotosíntesis. Dicho proceso ha sido de gran importancia debido a que la disponibilidad de agua es probablemente el factor clave que determina la distribución de las plantas y su supervivencia en los ecosistemas naturales, además de ser también el factor limitante más importante en la producción agrícola (Jones, 2004). Así, la apertura estomática que propicia la entrada de CO<sub>2</sub> a la planta, necesario para la fotosíntesis resulta en una pérdida inevitable de agua. Un parámetro útil que relaciona los dos flujos y muestra el total de CO<sub>2</sub> fijado (beneficio) por unidad de agua perdida (costo) es la *eficiencia en el uso del agua* (EUA). Aunque la expresión ‘eficiencia en el uso del agua’ es incorrecta en sentido estricto debido a que las plantas pierden agua y solo una fracción muy pequeña es empleada para la producción de biomasa (Chaves *et al.*, 2004), sin embargo, la emplearemos debido a su amplia aceptación y la definiremos como la proporción entre alguna medida de la asimilación de carbono o crecimiento y la medida de la

correspondiente pérdida de agua. También se consideran diferentes escalas espaciales y temporales, como una hoja o toda la planta y medidas en periodos de tiempo corto (EUA instantánea) o en una temporada de crecimiento completa (EUA a largo plazo).

En el nivel de la hoja, la *eficiencia en el uso del agua instantánea* ( $EUA_i$ ) puede ser estimada de mediciones del intercambio de gases y calculada como la proporción de la asimilación de carbono ( $A$ ), respecto a la transpiración ( $E$ ) o  $A/E$ . Una cantidad relacionada es el cociente de transpiración, el cual es el recíproco de la eficiencia en el uso del agua y representa la pérdida de agua por  $CO_2$  fijado o  $E/A$  (Nobel, 1999). Como la proporción  $A/E$  es en gran medida dependiente del déficit de presión de vapor (DPV), el cociente de la asimilación de carbono entre la conductancia estomática ( $A/g_s$ , *eficiencia en el uso del agua intrínseca*) es frecuentemente utilizada como un valor normalizado cuando se comparan EUA instantáneas obtenidas con distintos valores de  $DPV$  (Chaves *et al.*, 2004).

En el nivel de la planta completa, la eficiencia en el uso del agua a largo plazo ( $EUA_{lp}$ , g materia seca  $kg^{-1} H_2O$  o  $mmol C mol^{-1} H_2O$ ) puede ser definida como el cociente de la ganancia neta de materia seca en un periodo de tiempo dado entre el agua perdida durante el mismo periodo. En agricultura usualmente se utiliza una definición diferente de  $EUA_{lp}$  conocida como *eficiencia en el uso del agua del cultivo*, la cual es una medida del rendimiento económico producido por el agua perdida en la transpiración o evapotranspiración (Chaves *et al.*, 2004). Las definiciones anteriores reconocen la liga inexorable entre la transpiración y la fijación de carbono, y es ésta relación la que puede ser

sujeta a manipulación a través de cambios en la fisiología de la planta, resultantes de alteraciones en la conductancia estomática o fijación de carbono.

### **2.3. Intercambio de gases y uso del agua en las plantas**

Debido a que el dióxido de carbono y el vapor de agua comparten la misma ruta de difusión estomática y que el gradiente de difusión que conduce la pérdida de agua es mayor (50 veces más grande) que el de adquisición de CO<sub>2</sub>, un aumento en la conductancia estomática foliar ( $g_s$ ) que aumente la difusión de CO<sub>2</sub> (y así de la tasa fotosintética,  $A$ ), inevitablemente origina un aumento en la transpiración (Chaves *et al.*, 2004). De esta manera, el estoma debe ser capaz de crear un balance entre la necesidad de dejar entrar CO<sub>2</sub> a los espacios intercelulares -para permitir que la fotosíntesis ocurra- con la necesidad de evitar la deshidratación por la pérdida excesiva de agua; en otras palabras, el estoma debe permanecer abierto el tiempo suficiente para satisfacer los requerimientos de CO<sub>2</sub> necesarios para la fotosíntesis.

Para satisfacer dichos requerimientos pero al mismo tiempo retener suficiente agua, las plantas se han adaptado para controlar la pérdida de agua. El medio más importante por el cual dicho control es ejercido a nivel de la hoja es vía la modulación de la apertura estomática, controlado por el par de células oclusivas que rodean los miles de poros estomáticos de las hojas. Las células oclusivas son altamente sensitivas al ambiente interno y externo, por lo que su turgencia y tamaño del poro son ajustados como respuesta a los cambios en ambos ambientes. Conforme el estoma se cierra existe una correlación no lineal entre la disminución en la pérdida de agua y la disminución en la asimilación de carbono

que se presenta de manera inevitable (Wilkinson, 2004). La pérdida de agua es prontamente restringida por el cierre estomático y a un nivel mayor que la reducción en la toma de CO<sub>2</sub>, debido a las diferencias entre los gradientes de presión de vapor de agua/concentración de CO<sub>2</sub> entre el interior y exterior de la planta. Este fenómeno significa que la mayoría de las plantas tienden a mostrar un aumento en la EUA conforme el estoma comienza a cerrarse, por ejemplo, cuando el déficit hídrico del suelo o aire comienza a desarrollarse alrededor de la planta, debido a que las tasas fotosintéticas permanecen elevadas mientras que la pérdida de agua es restringida (Wilkinson, 2004).

Se cree que la evolución de las plantas ha ocurrido para optimizar el balance entre la toma de carbono y la pérdida de agua. De hecho, existe fuerte evidencia que indica que la proporción  $A/g_s$  se conserva para un amplio intervalo de condiciones, esto ha llevado a la hipótesis de que una optimización en el uso del agua ha acompañado a la evolución de las plantas, de manera que la presión parcial de CO<sub>2</sub> en los espacios intercelulares ( $p_i$ ) y la eficiencia en el uso del agua instantánea puedan permanecer constantes (Chávez *et al.*, 2004). Así,  $p_i$  se mantiene constante en las hojas con condiciones de humedad adecuadas. Cuando el suministro de agua comienza a disminuir el estoma responde al potencial hídrico de la hoja y como respuesta se controla la pérdida de agua por las hojas. Bajo dichas circunstancias, el CO<sub>2</sub> intercelular puede controlar la apertura estomática en respuesta tanto al suministro de CO<sub>2</sub> hacia el cloroplasto (en función de la difusión desde el aire hasta los sitios de carboxilación) o por la demanda de CO<sub>2</sub> para la fotosíntesis, dirigida por la bioquímica del cloroplasto, irradianza o fuerza de la demanda. Usualmente se observa que la disminución en la  $g_s$  en respuesta a un estrés hídrico medio, muestra una disminución

linear en la transpiración (en condiciones de déficit de presión de vapor constante) y en  $p_i$ , debido a que la demanda de  $\text{CO}_2$  por el cloroplasto permanece igual. En este caso, debido a que el gradiente  $p_i - p_a$  aumenta ( $p_a$ , presión parcial de  $\text{CO}_2$  externa), la fotosíntesis no disminuye o disminuye menos que la  $g_s$  y por lo tanto la eficiencia en el uso del agua aumenta (Chaves *et al.*, 2004). En otras palabras, la EUA intrínseca comúnmente aumenta en respuesta a un déficit hídrico medio, debido a que el cierre estomático inducido por la sequía restringe mucho más la pérdida de agua que la toma de  $\text{CO}_2$ ; este hecho es aún más evidente en las plantas  $\text{C}_4$  debido a que su asimilación de  $\text{CO}_2$  es aún menos sensitiva a la disminución inicial de la  $g_s$  en comparación con las plantas  $\text{C}_3$ . Sin embargo, los efectos del cierre estomático para mejorar la EUA se presentan solamente durante las primeras fases de desarrollo del estrés hídrico y conforme el estrés se vuelve mas severo, la EUA usualmente disminuye otra vez conforme las células foliares del mesófilo se deshidratan y la fotosíntesis se inhibe severamente (Wilkinson, 2004).

#### **2.4. Señales hidráulicas**

La sequía edáfica puede modificar todos los aspectos del crecimiento, desarrollo y funcionamiento de las plantas, por lo que se ha dedicado un esfuerzo considerable en tratar de comprender cómo el intercambio gaseoso y el crecimiento del vástago son restringidos conforme el suelo alrededor de la raíz se seca. El cierre estomático y la inhibición del crecimiento foliar son las primeras respuestas de las plantas a la sequía y pueden presentarse en respuesta a una sequía edáfica media, inclusive cuando la tensión en la humedad del suelo es lo suficientemente baja que permita un suministro libre de agua (Wilkinson, 2004).

El gradiente de potencial hídrico que se forma desde el suelo a la atmósfera se conoce como la fuerza conductora dentro del continuo suelo-planta-atmósfera. Una forma tradicional para explicar el efecto del secado del suelo en la conductancia estomática y el crecimiento de las plantas se basa en el concepto del potencial hídrico (Jones, 1992). De esta manera, es comúnmente aceptado que la sequía del suelo causa una disminución en la turgencia de la hoja y como consecuencia un aumento en la concentración de ácido abscísico (Düring *et al.*, 1996). El análisis del ácido abscísico (ABA) foliar o la aplicación de ABA en las hojas demuestra fuertemente que el ABA está involucrado de manera directa con los procesos de cierre estomático (Trejo *et al.*, 1993).

En adición, la evidencia que apoya la señalización hidráulica se basa en estudios enfocados en la arquitectura hidráulica de las plantas y en la vulnerabilidad del sistema de transporte de agua bajo condiciones de estrés, enfatizando así que la falta de respuesta del vástago a potenciales hídricos distantes (ej. en el sistema radical) podría ser peligroso y potencialmente fatal para las plantas (Comstock, 2002). Muchas plantas operan cerca de los límites de transporte hidráulicos donde la cavitación del xilema bajo tensión excesiva podría causar una rápida pérdida de la capacidad conductora del mismo, perdiéndose el potencial para la retroalimentación positiva (una señal inducida es añadida al flujo transpiratorio bajo sequía). Esto podría ocasionar una pérdida total de la conductancia hidráulica en ausencia de regulación estomática del flujo y los márgenes empíricos observados como seguros podrían volverse más pequeños durante un estrés hídrico. Por lo tanto, mientras que las señales provenientes de la raíz podrían anticiparse a dicho estrés de manera general, éstos no podrían responder a eventos de cavitación específicos debido a la



falla progresiva del xilema bajo una tasa de transpiración constante, que en primera instancia, podría no tener un efecto en el flujo hacia arriba del potencial hídrico de la raíz y en etapas finales cuando la continuidad del xilema se perdiera enteramente, el potencial hídrico de la raíz podría ser más positivo (Comstock, 2002).

Un componente esencial de este debate es el número de formas que la señalización hidráulica puede tomar, uno de estos es que las señales hidráulicas pueden involucrar respuestas estomáticas a cambios en el potencial hídrico de la hoja, de manera tal que debe presentarse una fuerte correlación entre la disminución de la conductancia estomática y el potencial hídrico de la hoja durante la sequía. Esto provee información adicional acerca de los gradientes de potencial hídrico que se desarrollan entre las raíces y el vástago como resultado del transporte de agua, permitiendo una regulación más estable del estado hídrico del vástago y una mayor protección del sistema de transporte en sí. Sin embargo, la localización precisa en la cual el estado hídrico de la hoja es monitoreado y los eventos moleculares en la transducción de estas señales en la respuesta de las células oclusivas son aún desconocidos (Comstock, 2002).

Aunque el déficit hídrico foliar puede influenciar la fisiología y crecimiento de las hojas (Cornic y Massacci, 1996), existen casos en que los cambios en la fisiología del vástago se presentan en la ausencia de diferencias detectables en el estado hídrico del vástago, lo que parece estar más relacionado con cambios en el contenido de agua del suelo (Gowing *et al.*, 1993; Sauter *et al.*, 2001). En experimentos con vid (*Vitis vinifera* L.), Düring (1996) encontró varias inconsistencias en el control de la conductancia estomática basándose

solamente en las relaciones hídricas, primero, observó que la reacción de los estomas en las hojas de vid no mostraron una relación lineal con los cambios en el potencial hídrico de la hoja; segundo, bajo condiciones de incremento en el estrés por sequía los cambios en la conductancia de la hoja normalmente antecedían a los cambios en el potencial hídrico de la hoja; y tres, durante condiciones de estrés hídrico los cambios diurnos en la conductancia estomática no estuvieron necesariamente asociados con los cambios en el contenido de ABA en las hojas. Una explicación a dichos resultados es que las raíces presentan algún mecanismo que les permite detectar los cambios en el estado hídrico del suelo y transmitir así señales químicas que regulan la fisiología de la parte aérea de la planta.

### **2.5. Señales químicas**

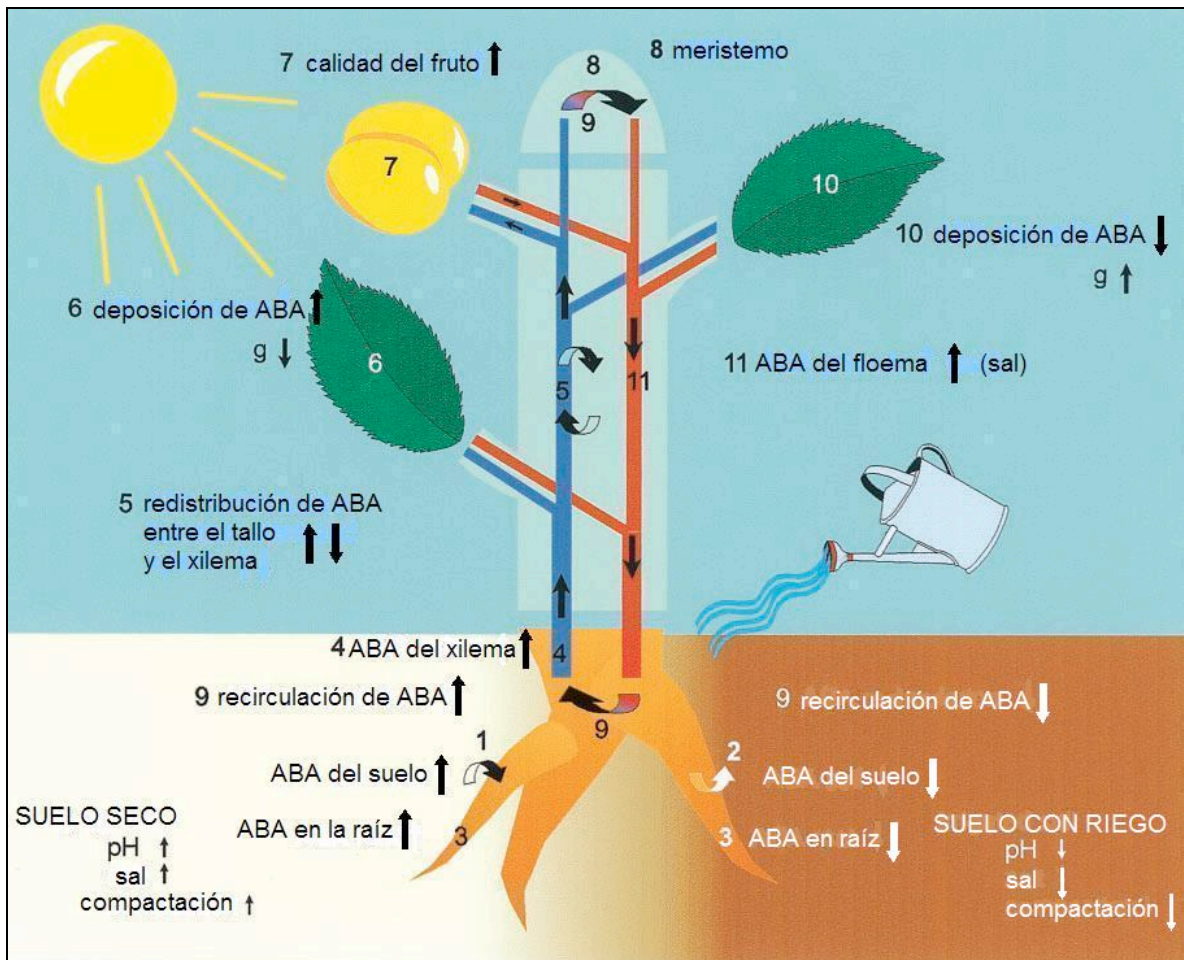
Hasta el momento, un número creciente de investigaciones han mostrado que las raíces pueden “monitorear” el estado de humedad del suelo y responder a éste mediante el envío de señales químicas hacia el vástago vía xilema, generando así respuestas protectoras que incluyen el cierre estomático, así como una restricción en la tasa de expansión foliar influyendo así en el desarrollo de la planta (Davies *et al.*, 1990; Gowing *et al.*, 1993; Davies *et al.*, 2002). Las bases de esta comunicación y los mecanismos por los cuáles la regulación no hidráulica de la expansión foliar y del intercambio gaseoso ocurren, están siendo entendidos cada vez mejor y se enfocan en el papel que desempeñan las señales transportadas en el xilema que incluyen al ABA, nutrientes, pH de la savia del xilema y otros reguladores del crecimiento de las plantas (Mingo *et al.*, 2003).

Para la demostración de los efectos de la señalización química dos métodos diferentes han sido frecuentemente utilizados. En el llamado “método Passioura” la planta en su totalidad es crecida y expuesta a sequía en una cámara de presión mediante un recipiente en el cual una presión de balance puede ser aplicada a las raíces para mantener el vástago completamente turgente (Stikic *et al.*, 2003). De esta manera, mediante la presurización del suelo alrededor del sistema radical de plantas intactas en condiciones de sequía edáfica, con lo que se restauran las relaciones hídricas del vástago, se ha demostrado que las señales químicas actúan independientemente de las señales hidráulicas, presentándose un cierre estomático y una reducción en el crecimiento (Wilkinson, 2004). El otro método es el de raíces divididas en donde el sistema radical de la planta es dividida entre dos contenedores de manera que una parte de las raíces es expuesta a sequía (generándose aquí una señal química) mientras que la otra parte de la raíz permanece en condiciones de alto contenido de humedad en el suelo para suministrar el agua necesaria a la planta (Stikic *et al.*, 2003). En adición, este método de raíces divididas ha demostrado la importancia de la señalización química en ausencia de cambios en el potencial hídrico de la hoja, en el control de la apertura estomática, en el crecimiento foliar y del fruto (Stoll *et al.*, 2000; Mingo *et al.*, 2003). Como vimos, en este sistema la raíz dividida es colocada en dos contenedores pero solo uno de ellos es regado adecuadamente, de esta manera, las raíces con el suelo húmedo proveen de suficiente agua al vástago para mantener el potencial hídrico. A pesar de esto, los estomas aún se cierran y la tasa de crecimiento de la hoja puede reducirse debido a que las raíces en el suelo con sequía se encuentran generando mensajes químicos, mediante el aumento en la síntesis y transporte hacia la parte aérea de la hormona vegetal ABA (Wilkinson, 2004).

### 2.5.1. Ácido abscísico (ABA)

La idea del papel central del ABA en la señalización química está sustentada en los estudios que muestran que la síntesis de ABA en las raíces aumenta en respuesta al déficit hídrico del suelo (Gowing *et al.*, 1993; Sauter *et al.*, 2001; Davies *et al.*, 2002), lo que ocasiona un aumento en las concentraciones de ABA en el xilema [ABA] y un aumento en el transporte de ABA por el xilema desde las raíces al vástago (Fig. 2.1.). En la hoja, el ABA se acumula a una concentración suficiente para actuar en las células blanco y cerrar los estomas y/o para reducir el crecimiento foliar (Bacon, 1999). Existe bastante evidencia acerca del mecanismo por el cual el ABA cierra los estomas, al parecer, existen receptores de ABA extracelulares e intracelulares en las células oclusivas estomáticas, una vez que el ABA se enlaza a dichos receptores en las membranas celulares, el ABA induce una transducción de señales en cascada dentro de las células oclusivas. Este proceso involucra un aumento en el calcio citoplásmico mediante el incremento en la toma de calcio del apoplasto y de calcio liberado de las reservas internas. Este aumento del calcio y un aumento en el pH del citoplasma depolariza la membrana celular de las células oclusivas, causando la salida de  $K^+$  y  $Cl^-$  de manera masiva. De esta manera, el potencial osmótico de la célula se reduce causando que se pierda agua, se reduzca la turgencia celular y que se cierre el estoma (Wilkinson, 2004). La síntesis de ABA y su transporte desde las raíces puede ocurrir antes de que la disminución del contenido de agua del suelo cause un cambio en el estado hídrico de las hojas. Así, este movimiento de ABA se define como una señal química hacia el vástago que provee información acerca del ambiente alrededor de la raíz. Esta señal “alerta” al vástago a que tome las medidas apropiadas para conservar el agua que aún queda y aquella que pueda recibir (Wilkinson, 2004). A pesar de esta evidencia

poderosa, algunos estudios fallan en mostrar un aumento en la concentración de ABA en la savia del xilema coincidente con limitaciones en la conductancia, por lo que se cree existen antitranspirantes en la savia que aún no han sido identificados (Loveys *et al.*, 2004). Aunque este pueda ser el caso existe una explicación alternativa que involucra al ABA.

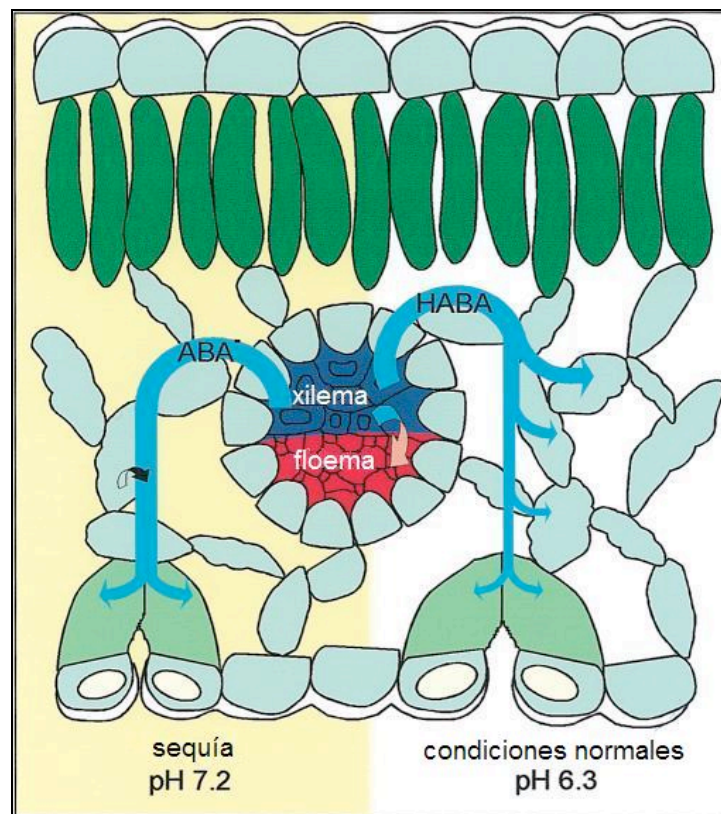


**Figura 2.1.** Representación del mecanismo de señalización del ABA en la planta. En el lado izquierdo se representa un déficit hídrico y en el lado derecho un suministro adecuado de agua. Once partes del proceso son resaltadas y cada una puede afectar el proceso de señalización (Sauter *et al.*, 2001).

### 2.5.2. pH de la savia del xilema

En varias plantas el secado del suelo aumenta el pH en la savia del xilema por lo que generalmente existe una buena relación entre estas dos variables, las cuales frecuentemente se correlacionan con el cierre estomático (Davies *et al.*, 2002). Se ha descubierto que mucho del ABA que entra al apoplasto de la hoja por las terminaciones de los vasos del xilema es tomado y almacenado o metabolizado por las células del mesófilo de la hoja (y epidérmicas) conforme la savia se mueve a través del apoplasto y pasa por dichas células en su camino a los poros estomáticos (Trejo *et al.*, 1993). De hecho, la mayoría del ABA transportado desde las raíces de plantas bien regadas es catabolizado y destruido en las células de la hoja. Esto ha sido nombrado filtración del ABA, por lo que el pH de la savia del xilema entrante así como el del apoplasto de la hoja pueden determinar el grado en el cual las células de la hoja son capaces de filtrar y remover el ABA entrante al apoplasto de la hoja vía xilema. Esto sucede debido a que la distribución de ABA entre las células y los compartimentos de la hoja sigue el concepto de ‘trampa aniónica’ (Wilkinson, 2004). El ABA se acumula en los compartimentos más alcalinos hasta un nivel determinado por la diferencia en el gradiente de pH a través de la membrana que separa los dos compartimentos (por ejemplo, el apoplasto y el citoplasma de las células del mesófilo). Entre más amplio sea el gradiente de pH más ABA es tomado por la célula. En plantas bien regadas la savia del xilema (y del apoplasto) tiene un pH ácido (aproximadamente de 6.0). El citoplasma de las células de la hoja tiene un pH de aproximadamente 7.4. De esta manera, existe un gradiente de pH entre el apoplasto y el citoplasma celular de manera tal que el ABA que entra a la hoja es tomado eficientemente por estas células y filtrado del apoplasto, quedando secuestrado en el interior de las células. Una concentración muy baja

de ABA es todo lo que queda en el flujo transpiratorio en el momento que alcanza su destino final, el apoplasto inmediatamente adyacente a las células oclusivas que rodean los poros estomáticos. Bajo estas circunstancias, la concentración de ABA es lo suficientemente baja lo que permite que el estoma permanezca abierto (Fig. 2.2.).



**Figura 2.2.** Diagrama del corte transversal de una hoja que muestra el flujo de ABA del xilema a las células oclusivas (objetivo). En condiciones de riego adecuado ( $\text{pH}_{\text{xil}} 6.3$ ; lado derecho) el ABA es redistribuido hacia el mesófilo y la epidermis mediante una trampa aniónica. En una savia del xilema más alcalina (lado izquierdo), el  $\text{ABA}_{\text{xil}}$  permanece alto y promueve el cierre estomático, inclusive puede haber liberación de ABA por el mesófilo (Sauter *et al.*, 2001).

Por otro lado, durante los estados iniciales de estrés hídrico el pH de la savia del xilema y del apoplasto de la hoja se vuelve más alcalino (aproximadamente pH 7.0). Así, el ABA acarreado hacia las hojas por los vasos del xilema es poco filtrado y secuestrado del apoplasto por las células de la hoja que se encuentran en su camino hacia las células oclusivas. La concentración de ABA que permanece en el flujo transpiratorio al momento que alcanza las células oclusivas es menos afectado y permanece lo suficientemente alto para inducir el cierre estomático (Fig. 2.2.). Todo esto puede ocurrir sin un aumento en la entrada de ABA, en ausencia de nuevo ABA sintetizado o sin una mayor concentración o flujo de ABA (Wilkinson, 2004). Por lo tanto, el cambio de pH que se presenta conforme el suelo se seca puede funcionar como una señal química de la raíz (o foliar) que “alerta” al vástago de la necesidad de conservar agua y aumenta la EUA de la planta, a su vez, provee los medios por los cuales llevar a cabo dichos objetivos.

### **2.5.3. Iones inorgánicos**

El cómo los cambios anteriores de pH se llevan a cabo es aún desconocido. Se cree que las reducciones en la actividad de la ATPasa de  $H^+$  acoplada a la activación de canales mecano-sensitivos al  $Ca^{++}$  que alteran el sistema de transporte de iones tales como el simporte  $K^+-H^-$  podrían alterar el pH de la savia del xilema en las plantas con estrés (Loveys *et al.*, 2004). Las perturbaciones en la composición iónica de la savia del xilema pueden probablemente influenciar su pH. La reducción de las concentraciones de nitratos y cambios asociados a los componentes de ácidos orgánicos puede en particular ocasionar un cambio en el pH hacia la alcalinidad. La reducción en el suministro de nitrato rápidamente induce la actividad de la nitrato reductasa (NAR) y cambios de la hoja hacia la raíz en



muchas especies. Los productos de la NAR tales como el malato son entonces cargados en el xilema, aumentando su pH (Loveys *et al.*, 2004). Así, la reducción en la tasa de entrega de nitrato hacia el vástago en las plantas bajo condiciones de sequía puede actuar como una señal que específicamente regula la bioquímica de la hoja, lo que a su vez explica algunos de los efectos del secado del suelo en el funcionamiento de las plantas, específicamente respecto a los cambios en la apertura estomática (Davies *et al.*, 2002). Otros ejemplos de iones inorgánicos que sufren modificaciones en la toma de los mismos hacia la planta como resultado del secado del suelo y que pueden influir en la fuerza con que se genera una señal hormonal desde las raíces incluye al potasio y al calcio (Davies *et al.*, 2002).

#### **2.5.4. Otras moléculas señal**

Existen otras moléculas que también actúan como señales químicas en las plantas, por ejemplo, el secado del suelo reduce el transporte de promotores del crecimiento como las citoquininas desde las raíces hacia el vástago (Wilkinson, 2004). Además, también se ha demostrado que las citoquininas influyen el comportamiento estomático y Stoll *et al.*, (2000) ha probado que los efectos inhibitorios del secado parcial de la raíz en la conductancia estomática en vid pueden ser contrarrestados con aplicaciones exógenas de la citoquinina sintética benzil adenina. Por otra parte, el secado del suelo y la inundación aumenta la generación de reductores del crecimiento foliar como el etileno en el vástago, mediante la regulación de la síntesis y transporte de la raíz al vástago del precursor del etileno la ACC (ácido 1-amino-ciclopropano-1-carboxílico) (Wilkinson, 2004). De esta manera, la síntesis de ACC aumenta en la raíz en respuesta al estrés y es transportada a la

parte aérea donde el etileno liberado de la ACC puede inducir la síntesis de ABA (Loveys *et al.*, 2004).

### **2.6. Secado parcial de la raíz (SPR)**

Hasta este punto se ha discutido la influencia de la señalización química y su relación con la eficiencia en el uso del agua de las plantas, vía un efecto directo en el comportamiento estomático y el intercambio de gases, así como la influencia de ambos procesos en la regulación del estado hídrico del vástago. En lo siguiente se mostrará cómo se pueden explotar las respuestas estomáticas y del desarrollo al ambiente para poder ahorrar agua de riego y proteger a la planta de los efectos dañinos del déficit hídrico de manera tal que el rendimiento sea mantenido, la eficiencia en el uso del agua aumente y la calidad de la producción se mejore.

Como vimos, las plantas en contacto con suelo seco producen señales químicas que viajan en el xilema ocasionando una restricción en la apertura estomática y la tasa de expansión foliar. Esta respuesta a dado origen a la implementación de un sistema de riego que explota la señalización química de las plantas para reducir la pérdida de agua por transpiración y minimizar así los requerimientos de agua de los cultivos (Bacon, 2004). Esta técnica de riego es llamada secado parcial de la raíz (SPR). El trabajo en el desarrollo del SPR comenzó a principios de 1980 cuando se mostró que en la planta de vid existían cambios diurnos significativos en el contenido de ABA foliar y en la conductancia estomática, los cuales en gran medida podían ser explicados por el transporte de ABA desde las raíces hacia el vástago (Loveys *et al.*, 2004). Posteriormente se sugirió que si se

encontraba alguna forma de manipular el suministro de ABA generado en la raíz, entonces sería posible ganar cierto control sobre algunos procesos del desarrollo tales como la expresión del vigor vegetativo. Esta posibilidad fue entonces ganando peso con observaciones posteriores que mostraban que si una parte del sistema radical se secaba y la otra era mantenida en condiciones adecuadas de humedad, se producían señales químicas en las raíces con sequía que reducían la apertura estomática (De Souza *et al.*, 2003) y el crecimiento foliar (Davies *et al.*, 2000). Al mismo tiempo, las raíces en condiciones de humedad adecuadas mantenían un estado hídrico favorable en la parte aérea de la planta. En otras palabras, fue posible separar las respuestas bioquímicas al estrés hídrico de los efectos hidráulicos causados por la reducción en la disponibilidad de agua.

En adición a la reducción en el crecimiento del vástago De Souza *et al.* (2003) notaron que la conductancia estomática era inhibida cuando parte del sistema radical en vid se mantenía bajo sequía. Un hallazgo sorprendente fue que en vid el efecto era transitorio y a pesar de que parte del sistema radical permanecía bajo sequía, la conductancia estomática, fotosíntesis y crecimiento de las plantas regresaban a los niveles mostrados antes de iniciar los tratamientos en unas cuantas semanas aún cuando no había cambio en el régimen de riego y que parte del sistema radical estaba con riego y la otra parte con sequía (Loveys *et al.*, 2004). Subsecuentemente se mostró que la producción de ABA en las raíces con sequía era también temporal y que la recuperación en la conductancia estomática, así como del crecimiento del vástago comenzaba cuando la producción de ABA en las raíces con sequía disminuía (Loveys *et al.*, 2000), lo que sugería que el ABA producido en las raíces era al menos parcialmente responsable del comportamiento observado en la parte aérea. La

naturaleza temporal de esta respuesta parecía detener su utilidad en una forma práctica hasta que mediante la alternancia de las partes de la raíz con sequía y humedad en una forma regular, fue posible sostener el efecto del secado parcial por un periodo de tiempo indefinido (Loveys *et al.*, 2000). Kang *et al.* (2001) han mostrado de manera similar en un experimento con chile pimiento (*Capsicum annum* L.) que mediante el cambio alternado de la mitad húmeda de la raíz en cada tiempo de riego, la EUA aumentaba significativamente en comparación con un testigo con buen contenido de humedad en el sustrato, así como la proporción raíz/vástago. Esta respuesta no fue evidente en plantas donde la misma mitad del sistema radical fue regada durante toda la temporada de crecimiento y donde la otra mitad permanecía en sequía, sugiriendo que las señales derivadas de la raíz que modifican la respuesta estomática no se mantenían.

El secado parcial de la raíz parece entonces ser una técnica efectiva para mejorar la EUA mediante el cambio de las relaciones entre la conductancia estomática y las condiciones evaporativas ambientales. En un experimento en campo Loveys *et al.* (2004) compararon el efecto del secado parcial de la raíz y el riego por goteo convencional en vid Cabernet Sauvignon, mostrando así que mediante la aplicación de la misma cantidad de agua tanto en una forma convencional (dos goteros por planta y riego en todo el sistema radical) o mediante SPR (un solo gotero por planta y solo una parte del sistema radical regado en cada tiempo), el efecto de dicha agua era dependiente de la cantidad absoluta administrada. Por lo que a tasas altas de aplicación de agua (4 a 5 L por planta por día) la conductancia estomática de las plantas con SPR era significativamente menor que el de las plantas testigo ( $P < 0.05$ ) con una penetración del agua de riego a una profundidad de 0.75

m en ambos tratamientos. Esto ha sido análogo a muchos de los experimentos con raíces divididas en invernadero donde un contenedor es mantenido a capacidad de campo y al otro se le permite secar (Stoll *et al.*, 2000).

Al comparar el secado parcial de la raíz con la técnica de riego convencional resulta evidente que una ventaja importante del SPR es el control que ejerce sobre el crecimiento vegetativo (Loveys *et al.*, 2000). Davies *et la.*, (2000) en un trabajo con tomate encontró que después de 22 días de crecimiento la EUA aumentó en un 48 % en las plantas con SPR en comparación con el testigo. Dicho incremento parece haber sido logrado debido a la restricción significativa en la conductividad estomática, por lo que la producción de biomasa seca en toda la planta disminuyó un 16 %. Sin embargo, aunque el SPR originó una reducción en la acumulación de biomasa, este efecto no fue muy marcado en el fruto donde la acumulación de biomasa se mantuvo. Se piensa que la reducción en la demanda de carbohidratos por el crecimiento vegetativo ocasiona un aumento relativo en la fuerza de la demanda del fruto de tomate, por lo que los carbohidratos producidos son dirigidos al fruto (Davies *et la.*, 2000). Resultados similares muestran que los frutos obtenidos con SPR presentan un mayor contenido de azúcares totales que los frutos de plantas con riego convencional (Stikic *et al.*, 2003).

Otro beneficio del secado parcial de la raíz reportado en vid y tomate, es el control del vigor vegetativo (Loveys *et al.*, 2000; Davies *et al.*, 2000). Cuando las plantas son expuestas a condiciones de sequía edáfica, el crecimiento foliar puede ser regulado por señales químicas generadas en la raíz independientemente del estado hídrico del vástago,

dichas señales químicas producidas en las raíces bajo sequía son conducidas hacia el xilema y transportadas mediante el flujo transpiratorio hacia los sitios de acción de crecimiento foliar (Sobeih *et al.*, 2004). En el cultivo de vid, la reducción en la densidad de la cubierta origina una mejor penetración de la luz a la zona de racimos con una consecuente mejora en la calidad de la uva (Davies *et al.*, 2002).

En experimentos con tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) Mingo *et al.* (2004) han encontrado que el SPR influye en el desarrollo de la raíz, causando un aumento en la biomasa de la raíz del 55 % en comparación con el testigo. Similarmente, en experimentos en campo con plantas de vid variedad Riesling se ha encontrado que el SPR causa un aumento en el desarrollo de las raíces en capas de suelo más profundas (Loveys *et al.*, 2004). A profundidades de 0.4 a 0.7 m, las raíces fueron más abundantes en las plantas con SPR ( $P < 0.05$ ), pero significativamente menores en la zona de los 0 a 0.4 m. Esta tendencia a producir más raíces en las capas profundas de suelo puede influenciar la eficiencia en el uso del agua de riego por medio de hacer más accesible el agua disponible en zonas profundas del suelo.

En suma, es posible que el secado parcial de la raíz pueda mejorar la eficiencia en el uso del agua de las plantas cultivadas como resultado de sus efectos en la cubierta foliar y la conductancia estomática, con efectos pequeños o casi nulos en la producción y con la posibilidad de aumentar la calidad de los frutos cosechados. Además de posiblemente aumentar la eficiencia en el uso del agua del cultivo, lo cual reduce la cantidad de agua de riego a aplicar y del beneficio inesperado en el aumento de la calidad de la producción, ha

estimulado un aumento en la consideración de dicha tecnología en la viticultura mundial, así como en varias regiones que cultivan cereales en China y en la zona Este del Mediterráneo, en el cultivo de algodón en Turquía y Australia, así como en el cultivo de *Citrus* y otros árboles frutales en la región Mediterránea (Bacon, 2004). Por lo tanto, la eficiencia en el uso del agua de otras plantas cultivadas pueden verse beneficiadas de este tipo de irrigación, originando así la posibilidad de aumentar la producción de plantas de calidad en aquellos ambientes que están limitados en el abastecimiento de agua.

### **2.7. Descripción y características del tomate**

El tomate es una especie dicotiledónea perteneciente a la familia de las solanáceas. Esta familia, una de las más grandes e importantes entre las angiospermas, comprende unas 2300 especies agrupadas en 96 géneros, entre las que se incluyen algunas especies de gran importancia económica como la papa, el pimiento o la berenjena (Nues *et al.*, 1996). La clasificación taxonómica del tomate es la siguiente:

**Clase:** Dicotiledóneas.

**Orden:** Solanales.

**Familia:** Solanaceae.

**Subfamilia:** Solanoideae.

**Tribu:** Solaneae.

**Género:** *Lycopersicon*.

**Especie:** *Lycopersicon esculentum*.

El tomate es una solanácea de gran importancia económica a nivel mundial. Se trata de una hortaliza perenne cultivada como anual por sus frutos que presentan aprovechamientos múltiples (Nues *et al.*, 1996). Este cultivo ocupa un lugar importante en la horticultura nacional, ya que por su sabor goza de gran aceptación popular para consumo en fresco y es materia en la elaboración de salsas y sopas.

En México, su consumo *per capita* aumentó de 12 a 16.5 kg entre 1975 y 1991 (Gómez *et al.*, 1992), y la especie está considerada como la segunda hortaliza más importante, después del chile, con una superficie sembrada de 85506 ha en 1990 (Pinzón-Lopez, 1996). Los principales estados productores de tomate, en orden de importancia son: Sinaloa, Sonora, Morelos, Guanajuato e Hidalgo (Pinzón-Lopez, 1996).

### **2.7.1. Descripción botánica**

El tomate es una dicotiledónea herbácea, anual, pubescente semi-leñosa de 0.50 a un metro de altura, hojas dimorfas, flores amarillas agrupadas en racimos. Su fruto es una baya globosa, lisa, deprimida en la base con costillas en algunas variedades y esférica, con un diámetro de aproximadamente 2 a 15 cm (Messiaen, 1975). El color del fruto va del rojo al amarillo-anaranjado debido a la acumulación del caroteno licopeno y de  $\beta$ -caroteno, su sabor puede ser desde muy dulce hasta ácido. Los órganos verdes (tallos, hojas y frutos inmaduros) contienen un glicoalcaloide que posee un grupo esterol, la tomatina, la cual es tóxica si se ingiere (Madhavi y Salunkhe, 1998).



### III. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

#### 3.1. Objetivo general

Evaluar el efecto de tres niveles de secado parcial de la raíz en la fisiología y productividad del tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) y compararlo con riego convencional, en términos de intercambio de gases, relaciones hídricas, crecimiento, rendimiento, ajuste osmótico, contenido nutrimental, calidad del fruto y eficiencia en el uso del agua.

#### 3.2. Objetivos particulares

- Determinar el efecto de los diferentes niveles de humedad en las relaciones hídricas del vástago en términos del potencial hídrico foliar.
- Estimar el crecimiento final, con base en la materia seca y los patrones de asignación de biomasa de las plantas de tomate, en los distintos niveles de humedad.
- Cuantificar el efecto de los diferentes niveles de humedad en la longitud y elongación del foliolo, así como en la producción de área foliar.
- Identificar el efecto de los distintos niveles de humedad en la tasa de fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática y eficiencia en el uso del agua instantánea en tomate.

- Cuantificar el agua de riego utilizada en cada uno de los niveles de humedad durante el periodo experimental.
- Evaluar el efecto de los distintos niveles de humedad en el rendimiento final y calidad del fruto, este último con base en el contenido de sólidos solubles, acidez titulable, pH y firmeza.
- Determinar la acumulación de prolina en las hojas en respuesta a los distintos niveles de humedad implementados.
- Describir el efecto de los diferentes niveles de humedad en el contenido y extracción nutrimental del vástago.

### **3.3. Hipótesis general**

El secado parcial de la raíz inhibe algunos procesos fisiológicos, como la apertura estomática y transpiración, y del desarrollo vegetativo de las plantas de tomate, lo cual tiene un efecto positivo en el uso eficiente del agua y en algunos parámetros de calidad del fruto.

### **3.4. Hipótesis particulares**

- Los diferentes niveles de secado parcial de la raíz mantienen constante el potencial hídrico foliar de las plantas de tomate.

- Los distintos niveles de secado parcial de la raíz disminuyen el crecimiento del vástago en términos de biomasa seca.
- El crecimiento foliar y la producción de área foliar disminuye en las plantas con secado parcial de la raíz.
- Los diferentes niveles de secado parcial de la raíz modifican procesos fisiológicos del vástago, como fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática y eficiencia en el uso del agua instantánea.
- Los diferentes niveles de secado parcial de la raíz permiten rendimientos y producción de fruto similares.
- Los distintos niveles de secado parcial de la raíz modifican algunos parámetros de calidad del fruto, como el contenido de sólidos solubles, acidez titulable, pH y firmeza.
- Los diferentes niveles de secado parcial de la raíz modifican el contenido de prolina en hojas de tomate.
- Los distintos niveles de secado parcial de la raíz modifican los patrones del contenido y extracción nutrimental del vástago.

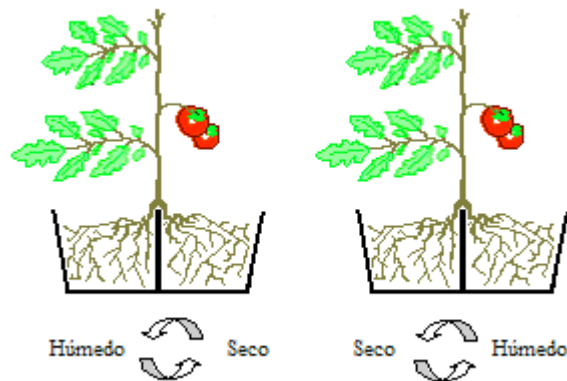
## IV. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1. Condiciones de crecimiento y material vegetal

El experimento se llevó a cabo en un invernadero tipo túnel sin control de temperatura ni humedad relativa, ubicado en el Campus Montecillo del Colegio de Posgraduados, México, del 11 de junio al 30 de noviembre del 2005. Semillas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) ‘Toro F1’ (Harris-Moran), con crecimiento determinado y fruto tipo Saladette, fueron germinadas en charolas, que contenían turba como sustrato, hasta la aparición de la quinta hoja; en ese momento, las plántulas fueron transplantadas con el sistema radical dividido en dos partes iguales. La división se llevó a cabo con una navaja de un solo filo y procurando que el corte generara dos partes iguales del sistema radical a partir de, aproximadamente, un centímetro del cuello de la raíz (Fig. 4.1.). El transplante se efectuó a contenedores de polietileno de ~ 9 L (que contenían tezontle rojo como sustrato y un tamaño de partícula < 3.0 mm) diseñados en dos mitades, de manera que las mitades del sistema radical quedaron separadas una de la otra (Fig. 4.2.), lo que permitió manejar condiciones de humedad distintas entre los compartimentos. Un grupo de plantas se mantuvo con la raíz intacta y fueron consideradas como plantas testigo. La temperatura máxima y mínima en el invernadero fue 39.7 y 7.6 °C, respectivamente, mientras que la humedad relativa máxima y mínima fue 97.9 y 22.5 %, respectivamente en los meses de junio a noviembre del 2005.



**Figura 4.1.** Plántula de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) con el sistema radical dividido en dos porciones, cada una con aproximadamente el 50 % de la raíz.



**Figura 4.2.** Esquema que muestra el sistema de raíz dividida en plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) y la alternancia de humedad en el sustrato.

El riego se aplicó por goteo a cada planta mediante un emisor colocado sobre cada uno de los dos compartimentos con raíz, o dos emisores en las plantas con el sistema radical completo; los emisores se colocaron a 10 cm del tallo con un gasto de  $4 \text{ L h}^{-1}$ . Al inicio, las plantas se regaron a capacidad de campo, durante tres semanas, para permitir el

establecimiento de las raíces. La fertilización se hizo con una solución nutritiva universal de Steiner (1961) aplicada continuamente con el agua de riego (Cuadro 4.1.). La solución se preparó con fertilizantes comerciales constituidos por:  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ,  $\text{KNO}_3$ ,  $\text{K}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  y  $\text{MgSO}_4$ . El pH se ajustó a 5.5 con una solución 1N de  $\text{H}_2\text{SO}_4$ . En la solución, las concentraciones de los micronutrientes ( $\text{mg L}^{-1}$ ) fueron : Fe 2.8; B 0.5; Mn 0.5; Zn 0.05; Cu 0.045 y Mo 0.011. El Fe se agregó en forma de Fe-EDTA (Sagaquel).

**Cuadro 4.1.** Composición química de la solución nutritiva de Steiner

Solución nutritiva	$\text{Ca}^{2+}$	$\text{K}^+$	$\text{Mg}^{2+}$	$\text{NO}_3^-$	$\text{H}_2\text{PO}_4^-$	$\text{SO}_4^{2-}$	$\text{PO}^\dagger$
	-----me L <sup>-1</sup> -----						
Steiner	9	7	4	12	1	7	-0.072

<sup>†</sup>PO. Potencial osmótico (MPa).

#### 4.2. Tratamientos y diseño experimental

La división del sistema radical se realizó al momento del trasplante a los 39 DDS y durante 26 días fueron regadas a capacidad de campo para permitir el establecimiento de las plantas, posteriormente se inició la implementación de los distintos niveles de humedad en las unidades experimentales como sigue: testigo, con el sistema radical completo y donde se permitió que la humedad aprovechable residual (HAR) del sustrato llegara hasta un 90 % y se aplicaba el riego; secado parcial de la raíz SPR90-30, con raíz dividida y en donde la HAR del sustrato en uno de los contenedores llegó al 90 % y el otro al 30 % para aplicar el riego; SPR70-30, con raíz dividida y en el que la HAR del sustrato en uno de los

contenedores se dejó que llegara al 70 % y el otro al 30 % para aplicar el riego; y SPR50-30, con raíz dividida y en el que la HAR del sustrato en uno de los contenedores se dejó hasta el 50 % y el otro hasta el 30 % para aplicar el riego. Cuando en cualquiera de los tratamientos con secado parcial de la raíz (SPR) se alcanzaba el nivel de humedad más bajo en el sustrato  $\leq 30$  % de HAR, el riego se invertía y se permitía que el lado con déficit de humedad recibiera riego y el lado que estaba regado comenzara a secarse, y así sucesivamente (Fig. 4.2.). Los niveles de humedad aprovechable residual fijados fueron obtenidos de la relación entre lecturas de humedad del sustrato y contenido de humedad conocidos. Cada uno de los contenedores de las plantas con el sistema radical dividido se denominó izquierdo o derecho para denotar los cambios de humedad en uno u otro contenedor. El experimento se condujo en un diseño de tratamientos con mediciones repetidas (Kuehl, 2001). Las unidades experimentales, que consistían en una planta de tomate, se asignaron al azar a los cuatro tratamientos de manera aleatoria con treinta repeticiones por tratamiento.

#### **4.3. Contenido de humedad en el sustrato**

Durante el periodo experimental se midió diariamente el contenido de agua del sustrato a 20 cm de profundidad en cada contenedor y en siete plantas por tratamiento, para esto se utilizó un reflectómetro de tiempo (Water Content Reflectometer CS615, Campbell Scientific Inc., Utah, EE. UU.). En este sistema el contenido de agua se deriva indirectamente de la medición del tiempo que tarda en viajar un pulso de energía electromagnética en el suelo (Parchomchuk *et al.*, 1997). El periodo medido ( $\tau$ ) fue

entonces convertido a un contenido de humedad ( $\theta_v$ ) mediante los valores de calibración del fabricante, determinados volumétricamente (Instruction manual, 1996), con la siguiente relación:

$$\theta_v(\tau) = -0.187 + 0.037(\tau) + 0.335(\tau)^2$$

#### 4.4. Relaciones hídricas

El potencial hídrico foliar ( $\Psi_F$ ) fue determinado en un foliolo de la hoja madura más joven, en cinco plantas por tratamiento. Las mediciones fueron realizadas en 14 ocasiones a los 76, 83, 92, 98, 104, 111, 119, 125, 132, 139, 146, 153, 160 y 167 días después de la siembra (DDS) a las 16:00 h, con una cámara de presión tipo Scholander (Soil Moisture, Sta Barbara, CA., EE. UU.). El procedimiento fue el siguiente: un foliolo fue separado de la planta con una navaja de un solo filo, se colocó y selló en la cámara de presión, quedando solamente el pedúnculo del foliolo expuesto al exterior. Posteriormente, se aplicó una pequeña presión con nitrógeno gaseoso, la cual se aumentó paulatinamente y observando siempre la superficie de corte del tejido. Cuando se observaron pequeñas gotas de savia en la superficie del corte, el flujo de gas se mantuvo constante y se permitió que la savia cubriera la superficie de corte en el tejido. En ese momento, se alcanzó teóricamente la posición de la savia del xilema igual a la del momento anterior al corte del foliolo y por lo tanto, se tiene una medida de la presión de balance que exactamente se opone a la tensión en el xilema que había antes de la escisión. Así, la presión de balance positiva es el recíproco del potencial hídrico foliar (Jones, 1992; Boyer, 1995).



#### **4.5. Crecimiento**

Al final del periodo experimental (172 DDS) se cosecharon cinco plantas por tratamiento para la estimación del crecimiento final y los patrones de asignación de biomasa. Cada planta se dividió en hojas, tallo y frutos. El área foliar se midió con un integrador foliar LI-3000 (LI-COR, Nebraska, EE. UU.) y la muestra se colocó en un horno a 70 °C hasta que alcanzó un peso constante; posteriormente se pesó en una balanza Autogram 1000 (Ohaus, New Jersey, EE. UU.). También se registró el número de frutos y la biomasa fresca de los frutos por planta, en 15 plantas por tratamiento (cosecha final), así como el número y peso de frutos por planta que presentaron el síntoma visual de pudrición apical.

#### **4.6. Elongación foliar**

A los 96 DDS, se midió cada tercer día el crecimiento foliar en tres hojas por tratamiento, mediante la medición de la longitud del foliolo terminal (de la base del foliolo hacia el ápice) pertenecientes a la hoja 12, contando de la base del tallo hacia el ápice; la medición se realizó con un vernier digital (Electronic Digital Caliper). La tasa de elongación foliar se obtuvo mediante la división del incremento de la longitud foliar entre el intervalo de tiempo.

#### **4.7. Intercambio de gases**

Las mediciones de intercambio de gases fueron realizadas *in situ* con un sistema abierto y portátil de análisis de gases en el espectro infrarrojo (Ciras-1, PP Systems, Inglaterra), en la sección central de un foliolo maduro de la hoja más joven, entre las 11:00 y 13:00 h, en

ocho plantas por tratamiento, a los 70, 78, 94, 103, 110, 126, 133, 147 y 154 DDS. El intercambio de CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O fue medido con una cámara foliar de Parkinson automática, equipada con una unidad de luz halógena (PLC-B, PP Systems, Inglaterra), a una densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) a saturación con 1500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, temperatura de la hoja de 27 °C, humedad relativa entre 60 y 70 %, y una concentración de 36 Pa de CO<sub>2</sub>. La tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> (*A*) se registró en μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, la conductancia estomática (*g<sub>s</sub>*) en mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> y la tasa transpiratoria (*E*) en mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. A nivel de la hoja, la eficiencia en el uso del agua instantánea (EUA<sub>i</sub>) se estimó con las mediciones de intercambio de gases y fue calculada como la proporción de la tasa de asimilación de carbono entre la tasa transpiratoria (*A/E*).

#### **4.8. Determinación de prolina**

A los 156 DDS se colectó el foliolo de la hoja décimo segunda de cuatro plantas por tratamiento y se congeló en nitrógeno líquido, posteriormente fue liofilizado (Labconco Freeze Dry System/Freezone 4.5), macerado y almacenado hasta su utilización en el laboratorio. El procedimiento para la extracción y determinación por colorimetría con ninhidrina ácida (2.5 g ninhidrina/100 mL de una solución que contenía ácido acético glacial, agua destilada y ácido orto-fosfórico al 85 % en una proporción 6:3:1), con modificaciones a la técnica propuesta por Bates *et al.* (1973), fue llevado a cabo como sigue: 15 mg de tejido liofilizado fue macerado en un mortero con 5 mL de ácido sulfosalicílico al 3 % (p/v). El homogenizado fue filtrado a través de papel filtro (Whatman) humedecido con ácido sulfosalicílico y recuperado en tubos de ensayo. A 2 mL

del recuperado correspondiente se le agregaron 2 mL de ninhidrina ácida y 2 mL de ácido acético, posteriormente, los tubos fueron tapados y se colocaron en baño maría (100 °C) por una hora, al término de la cual se detuvo la reacción mediante un baño con agua fría (4 °C) durante 5 minutos. El cromóforo formado fue extraído con 4 mL de tolueno mezclados vigorosamente en un vortex (Equipar S.A., México) durante 20 s. La absorbancia de la fase orgánica resultante fue medida a 520 nm en un espectrofotómetro UV-VIS (Spectronic 21D Milton Roy). La concentración de prolina fue determinada a partir de una curva de calibración preparada con L-prolina como estándar. Los resultados presentados en  $\mu\text{mol}$  prolina fueron calculados con base en la materia seca ( $\mu\text{mol}$  prolina  $\text{g}^{-1}$  MS).

#### 4.9. Calidad del fruto

A los 142 DDS se cosechó un fruto por planta, de cinco plantas por tratamiento. Estos frutos se pesaron y se les determinó el contenido de sólidos solubles, acidez titulable, pH y firmeza. El contenido de sólidos solubles se determinó con un refractómetro de mano (ATC-1 Atago, Tokyo, Japón), en el jugo fresco, sin diluir, y se expresó en °Brix. Para la medición de la acidez titulable y pH, se pesó una muestra de 10 g de fruto fresco, se le adicionaron 10 mL de agua destilada, se licuó y en la fase acuosa se midió directamente el pH con un potenciómetro (Conductronic PC18, Puebla, México); se tomó una alícuota de 10 mL y se tituló con NaOH 0.01 N con fenolftaleína como indicador. La acidez titulable se calculó como porcentaje de ácido cítrico, mediante la relación:

$$\text{Ac. cítrico}(\%) = \frac{(\text{mL NaOH usado})(0.01 \text{ N NaOH})(0.064)(\text{Vol. total})(100)}{(\text{Pesomuestra})(\text{Volumen alícuota})}$$

La firmeza de los frutos se midió mediante la penetración de un puntal de 0.8 mm en la región ecuatorial (Testurómetro FDV-30) y se expresó en  $\text{kg cm}^{-2}$ .

#### **4.10. Análisis nutrimental**

Las plantas fueron cosechadas a los 172 DDS como se describió previamente y se utilizó la materia seca, de tres plantas por tratamiento, de hojas y tallo para la determinación del contenido nutrimental. Una vez seco el material se molió y se almacenó hasta la realización de los análisis químicos. El tejido vegetal fue entonces digerido con una mezcla de ácido nítrico y perclórico 2:1 (v/v) en una placa para digestión. El contenido de nutrientes (P, K, Ca, Mg, Na, Fe, Cu, Mn, B y Zn) fue determinado mediante el método de espectrofotometría de emisión atómica de plasma por inducción acoplada (ICP-AES Liberty-Series II Varian). El contenido de nitrógeno se cuantificó por el método semimicro-Kjeldahl modificado para incluir nitratos (Bremmer, 1975). En este método, el tejido vegetal se digirió con una mezcla de ácido sulfúrico y salicílico, posteriormente se destilaron 50 mL de la solución y se determinó el nitrógeno amoniacal presente mediante titulación con  $\text{H}_2\text{SO}_4$  0.01 N. Una vez obtenido el contenido nutrimental se calculó la extracción nutrimental en base al contenido de materia seca del vástago por planta.

#### **4.11. Análisis estadístico**

Se realizó el análisis de varianza con el procedimiento GLM del paquete estadístico SAS versión 8.2 año 1998 (SAS Institute, NC, EE. UU.) y prueba de comparación de medias Tukey con un nivel de significancia del 5 % para determinar diferencias

significativas entre tratamientos. Alternativamente, se realizó análisis de regresión lineal para identificar la relación entre el contenido de agua del sustrato y la producción de biomasa seca final, así como de producción de área foliar, mediante el programa SigmaPlot 2002, versión 8.02 (SPSS Inc., Inglaterra).

---

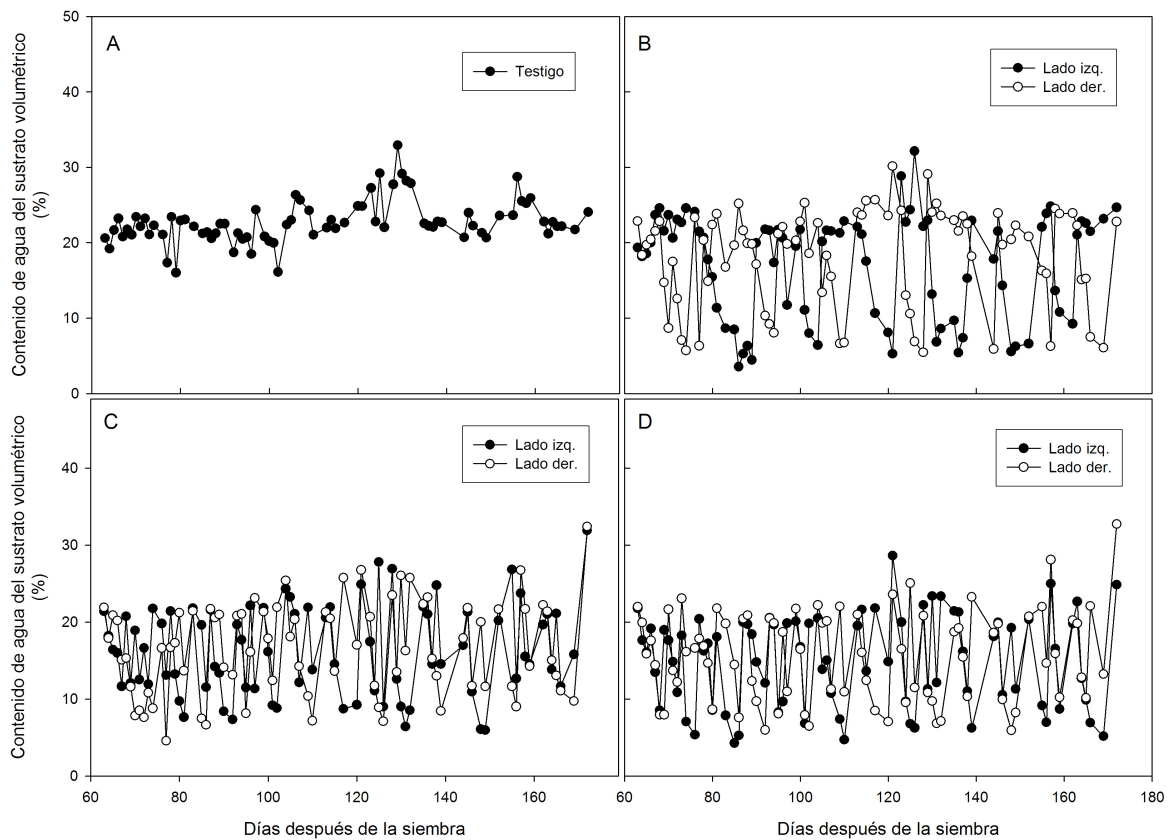
## V. RESULTADOS

### 5.1. Contenido de agua en el sustrato

Las plantas del tratamiento testigo crecieron en un contenido relativo de agua del sustrato ( $\theta$ ) entre 20 y 30 % durante todo el ciclo (Fig. 5.1. A), mientras que las plantas con secado parcial de la raíz (SPR) crecieron con reducciones frecuentes en el valor de  $\theta$  en al menos una de las mitades de la raíz en el tratamiento SPR90-30 (Fig. 5.1. B) y en ambas en los tratamientos SPR70-30 y SPR50-30 (Fig. 5.1. C-D). El tiempo requerido para que el sustrato se secase hasta alcanzar el valor mínimo de humedad ( $\theta = 10$  a 5 %) en uno de los lados en los tratamientos con SPR fue de 6 a 8 días, momento en el cual se cambió el riego a la otra mitad de la raíz.

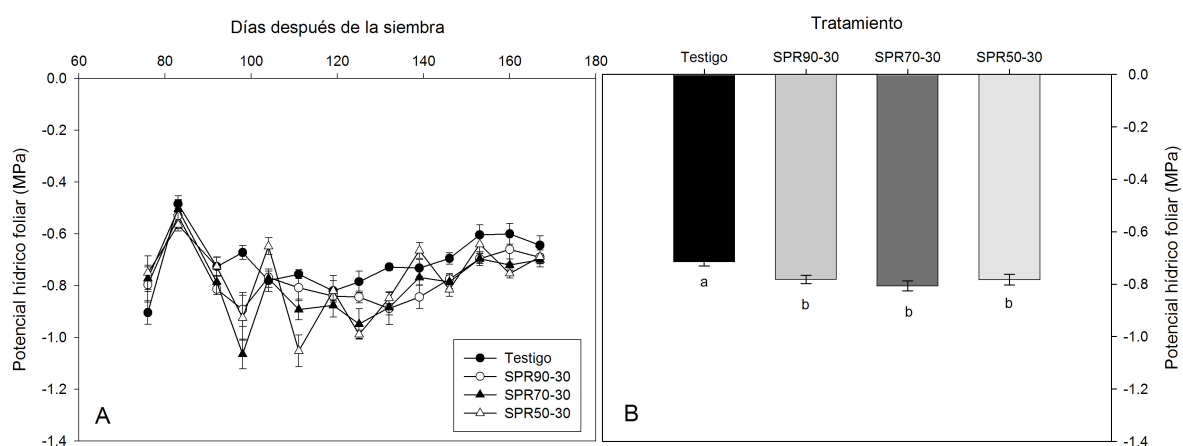
### 5.2. Estado hídrico de la planta

El potencial hídrico foliar ( $\Psi_F$ ) en las plantas del tratamiento testigo fue mayor que el de las plantas con secado parcial de la raíz en la mayoría de las mediciones (Fig. 5.2. A), principalmente, respecto a los tratamientos más severos (SPR70-30 y SPR50-30). De esta manera, las plantas testigo mostraron un valor promedio de  $-0.71 \pm 0.01$  MPa significativamente mayor ( $P < 0.05$ ) a las plantas con los tratamientos SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30 cuyos valores fueron de  $-0.78 \pm 0.02$ ,  $-0.81 \pm 0.02$  y  $-0.78 \pm 0.02$  MPa, respectivamente (Fig. 5.2. B).



**Figura 5.1.** Variación en el contenido de agua volumétrico del sustrato ( $\theta$ ) en plantas de tomate sometidas a cuatro niveles de humedad: Testigo (A), en el que la humedad aprovechable residual (HAR) en el sistema radical completo se permitió llegara hasta un 90 %; SPR90-30 (B), en donde en un lado de la raíz dividida la HAR se permitió llegara al 90 % y el otro al 30 %; PRD70-30 (C), en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 70 % y el otro al 30 %; y PRD50-30 (D), en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 50 % y el otro al 30 %. Cuando cada uno de los tratamientos alcanzaba los niveles deseados de HAR entonces se aplicaba el riego. Similarmente, cuando en un lado la HAR alcanzaba valores  $\leq 30$  % el riego se invertía. Los círculos sombreados corresponden al lado izquierdo y los claros el lado derecho del sistema radical dividido ( $n = 7$ ).

Similarmente, el  $\Psi_F$  varió con la edad de la planta en todos los tratamientos a lo largo del periodo experimental (Fig. 5.2. A), además de que las diferencias menores del potencial hídrico foliar comenzaron a ser significativas a partir de los 98 y hasta los 139 DDS, periodo que coincidió con el crecimiento y desarrollo del fruto.

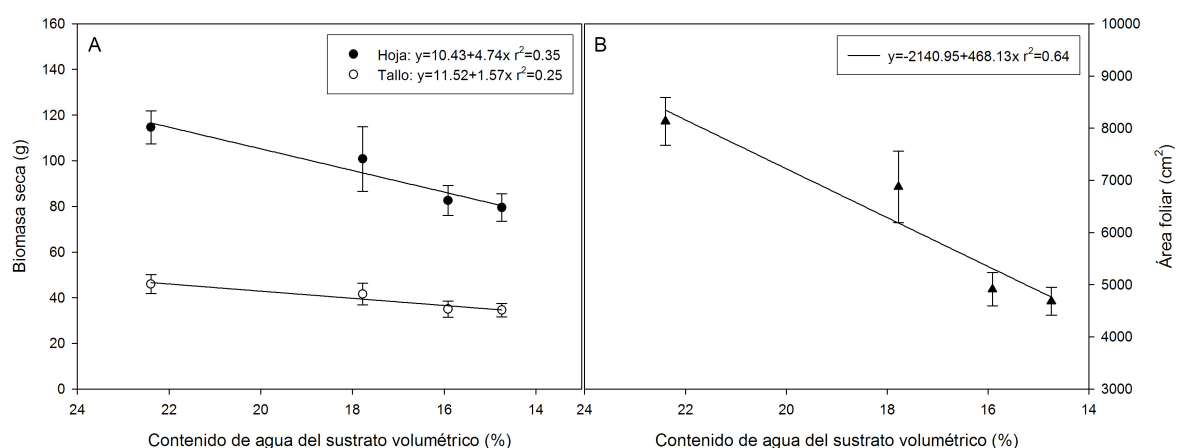


**Figura 5.2.** Cambios en el potencial hídrico de la hoja en el tiempo (A) y potencial hídrico foliar promedio (B) en plantas de tomate bajo cuatro niveles de humedad, testigo, en el que la humedad aprovechable residual (HAR) en el sistema radical completo se permitió llegara hasta un 90 %; SPR90-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR se permitió llegara al 90 % y el otro al 30 %; PRD70-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 70 % y el otro al 30 %; y PRD50-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 50 % y el otro al 30 %. Cuando cada uno de los tratamientos alcanzaba los niveles deseados de HAR entonces se aplicaba el riego. Similarmente, cuando en un lado la HAR alcanzaba valores  $\leq 30$  % el riego se invertía. Cada punto es el promedio  $\pm$  el error estándar ( $n = 5$ ). Letras diferentes entre tratamientos denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  mediante la prueba de Tukey.



### 5.3. Crecimiento vegetativo

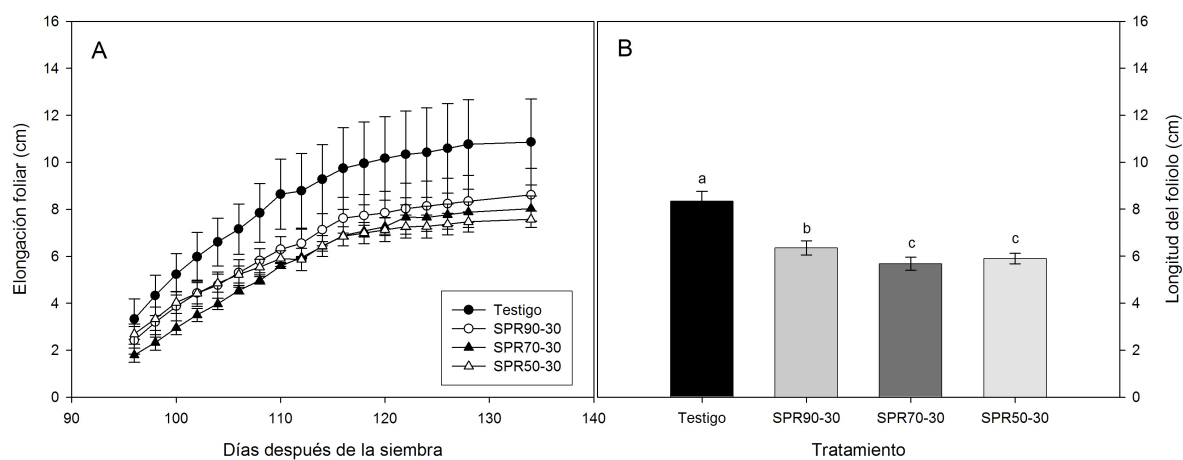
La figura 5.3. A muestra que la producción de materia seca disminuyó conforme la restricción de humedad se hizo más severa, mediante el secado parcial de la raíz; de esta manera, el tratamiento con secado del sustrato moderado (SPR90-30) y las restricciones más severas de humedad (SPR70-30 y SPR50-30) causaron disminuciones en la acumulación de biomasa seca del 12, 28 y 31 % en hoja ( $P < 0.05$ ), mientras que en tallo hubo disminuciones del 9, 24 y 25 %, respecto al testigo ( $P < 0.05$ ). De manera similar, el área foliar total por planta al momento de la cosecha final (172 DDS) presentó el valor mayor en el tratamiento testigo (Fig. 5.3. B), mientras que los tratamientos SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30 mostraron un decremento del 15, 39 y 42 % respecto al testigo ( $P < 0.05$ ).



**Figura 5.3.** Biomasa seca final de hoja y tallo (A), y área foliar (B) en relación al contenido de agua del sustrato promedio en plantas de tomate sujetas a cuatro niveles de humedad a los 172 días después de la siembra. El contenido de agua volumétrico promedio del testigo, SPR90-30, SPR 70-30 y SPR50-30 fueron  $22.3 \pm 0.18$ ,  $17.7 \pm 0.27$ ,  $15.9 \pm 0.16$  y  $14.7 \pm$

0.28 % respectivamente. Las barras en cada punto representan  $\pm$  el error estándar ( $n = 5$ ). La regresión lineal ajustada a cada variable generó valores de  $P$  de 0.0056 y 0.0242 para hoja y tallo en (A), y  $< 0.0001$  para el área foliar en (B).

Esta reducción en el crecimiento foliar fue corroborada con las mediciones de la elongación del foliolo, las cuales mostraron disminuciones en las plantas con secado parcial de la raíz respecto al testigo (Fig. 5.4. A), lo que originó una reducción significativa en la longitud promedio del foliolo en los distintos tratamientos con secado parcial de la raíz (Fig. 5.4. B). De esta manera, la tasa de elongación foliar del tratamiento testigo fue mayor con un valor de  $0.198 \text{ cm día}^{-1}$ , mientras que en SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30 presentó valores de  $0.163$ ,  $0.164$  y  $0.128 \text{ cm día}^{-1}$  respectivamente.

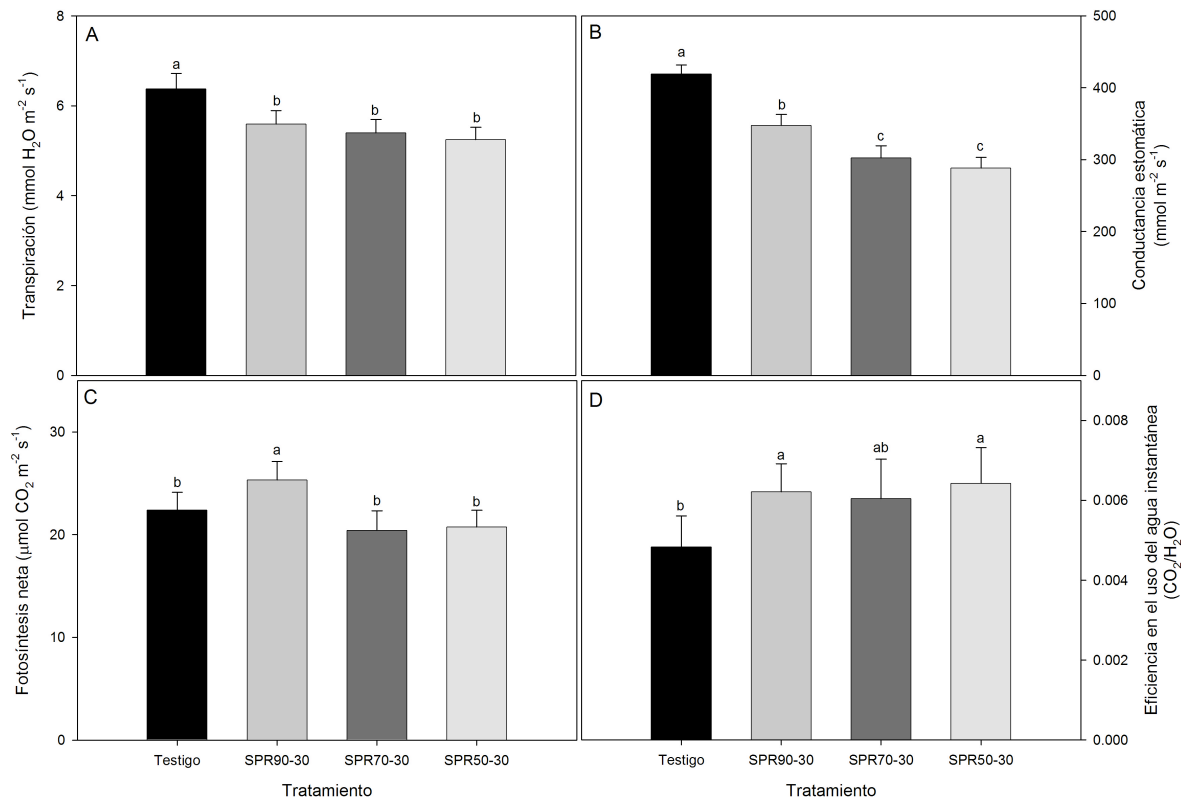


**Figura 5.4.** Elongación foliar (A) y longitud promedio del foliolo (B) de plantas de tomate bajo cuatro niveles de humedad, testigo, en el que la humedad aprovechable residual (HAR) en el sistema radical completo se permitió llegara hasta un 90 %; SPR90-30, en

donde en un lado de la raíz dividida la HAR se permitió llegara al 90 % y el otro al 30 %; PRD70-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 70 % y el otro al 30 %; y PRD50-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 50 % y el otro al 30 %. Cuando cada uno de los tratamientos alcanzaba los niveles deseados de HAR entonces se aplicaba el riego. Similarmente, cuando en un lado la HAR alcanzaba valores  $\leq 30$  % el riego se invertía. Los datos son el promedio  $\pm$  el error estándar ( $n = 3$ ). Letras diferentes entre tratamientos denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  mediante la prueba de Tukey.

#### 5.4. Intercambio de gases en las hojas

El comportamiento de la transpiración, conductancia estomática y la tasa fotosintética varió durante el periodo experimental, a través de las etapas de crecimiento del cultivo y por la variabilidad en las condiciones climáticas del invernadero (*i. e.*, DFFF, temperatura y humedad relativa). Los distintos tratamientos causaron diferencias significativas en la transpiración y conductancia estomática conforme disminuyó la humedad disponible en el sustrato (Fig. 5.5. A-B), principalmente entre el testigo y los riegos con déficit de humedad (SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30). Así, durante el periodo experimental la tasa transpiratoria tendió a ser significativamente mayor en el testigo ( $6.38 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que en los tratamientos SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30 ( $5.59$ ,  $5.40$  y  $5.25 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) como consecuencia de la reducción en la disponibilidad de humedad del sustrato originada por el secado parcial de la raíz (Fig. 5.5. A).



**Figura 5.5.** Transpiración (A), conductancia estomática (B), tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> (C) y eficiencia en el uso del agua instantánea (D) en plantas de tomate bajo cuatro niveles de humedad, testigo, en el que la humedad aprovechable residual (HAR) en el sistema radical completo se permitió llegara hasta un 90 %; SPR90-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR se permitió llegara al 90 % y el otro al 30 %; PRD70-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 70 % y el otro al 30 %; y PRD50-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 50 % y el otro al 30 %. Cuando cada uno de los tratamientos alcanzaba los niveles deseados de HAR entonces se aplicaba el riego. Similarmente, cuando en un lado la HAR alcanzaba valores  $\leq 30$  % el riego se invertía. Cada punto es el promedio  $\pm$  el error estándar ( $n = 8$ ). Letras diferentes entre tratamientos denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  mediante la prueba de Tukey.

Los tratamientos con menor disponibilidad de humedad, SPR70-30 y SPR50-30, presentaron las mayores reducciones en la conductancia estomática ( $g_s$ ) con valores de 302 y 288  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivamente, seguidos por SPR90-30 cuyo valor fue de 347  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , en comparación con el testigo cuya  $g_s$  promedio fue de 419  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante el ciclo del cultivo (Fig. 5.5. B). En cambio, diferencias estadísticamente significativas en la fotosíntesis solamente se observaron entre el tratamiento SPR90-30 y los demás tratamientos (Fig. 5.5. C), con tasas de asimilación promedio de 22.4, 25.3, 20.4 y 20.7  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para el testigo, SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30, respectivamente. Bajo estas condiciones, la variación limitada de las tasas de asimilación y la reducción de la transpiración en las plantas con secado parcial de la raíz, resultó en un aumento de la eficiencia en el uso del agua instantánea del 28, 25 y 33 % en los tratamientos SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30 en comparación con el testigo (Fig. 5.5. D).

### 5.5. Producción y calidad del fruto

Destacó el hecho de que el rendimiento de fruto fue significativamente igual entre los tratamientos (Cuadro 5.1.). De manera similar, el número de frutos por planta, sin incluir aquellos que presentaron pudrición apical, y la incidencia de la pudrición apical expresada en biomasa fresca por planta, no varió entre los tratamientos (Cuadro 5.1.). No obstante, al obtener la biomasa seca de los frutos fue evidente que las plantas con secado parcial de la raíz redujeron un 26, 28 y 25 % la asignación de materia seca al fruto en SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30 respectivamente, en comparación con el testigo (Cuadro 5.1.).

**Cuadro 5.1.** Atributos del rendimiento y pudrición apical en plantas de tomate sometidas a cuatro niveles de humedad<sup>a</sup>

	Testigo	SPR90-30	SPR70-30	SPR50-30
Rendimiento (kg planta <sup>-1</sup> )	2.4 ± 0.2a	1.9 ± 0.1a	2.3 ± 0.1a	2.2 ± 0.2a
Número de frutos (Frutos planta <sup>-1</sup> )	36 ± 3.3a	34 ± 3.3a	30 ± 1.9a	33 ± 2.8a
Pudrición apical del fruto (g planta <sup>-1</sup> )	328.6 ± 97.3a	213 ± 49.1a	210 ± 67.5a	280 ± 98a
Biomasa seca de frutos (g planta <sup>-1</sup> )	153.75 ± 7.71a	114.25 ± 9.82b	110.75 ± 5.49b	114.66 ± 10.39b

<sup>a</sup> Testigo, en el que la humedad aprovechable residual (HAR) en el sistema radical completo se permitió llegara hasta un 90 %; SPR90-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR se permitió llegara al 90 % y el otro al 30 %; PRD70-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 70 % y el otro al 30 %; y PRD50-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 50 % y el otro al 30 %. Cuando cada uno de los tratamientos alcanzaba los niveles deseados de HAR entonces se aplicaba el riego. Similarmente, cuando en un lado la HAR alcanzaba valores ≤ 30 % el riego se invertía. Los valores seguidos por letras diferentes dentro de cada fila denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  mediante la prueba de Tukey. Los datos son el promedio ± el error estándar,  $n = 15$ , excepto para biomasa seca del fruto donde  $n = 5$ .

**Cuadro 5.2.** Parámetros de calidad del fruto y contenido de prolina en plantas de tomate sometidas a cuatro niveles de humedad<sup>a</sup>

	Testigo	SPR90-30	SPR70-30	SPR50-30
Sólidos solubles totales (°Brix)	5.08 ± 0.23a	5.40 ± 0.21a	5.38 ± 0.15a	5.36 ± 0.11a
Acidez titulable (% Ácido cítrico)	0.36 ± 0.02b	0.40 ± 0.02ab	0.38 ± 0.01ab	0.45 ± 0.02a
Índice de dulzura (Sol. Solub./Ac. Tit.)	14.3 ± 0.9a	13.6 ± 0.4a	14.2 ± 0.1a	12.0 ± 0.6a
pH	4.6 ± 0.06b	4.6 ± 0.02b	4.9 ± 0.03a	4.8 ± 0.05ab
Firmeza (kg cm <sup>-2</sup> )	2.35 ± 0.01c	2.72 ± 0.08ab	2.38 ± 0.08bc	3.08 ± 0.14a
Prolina (μmol g <sup>-1</sup> )	9.96 ± 1.87a	6.98 ± 0.76a	7.30 ± 1.55a	9.16 ± 0.88a

<sup>a</sup> Testigo, en el que la humedad aprovechable residual (HAR) en el sistema radical completo se permitió llegara hasta un 90 %; SPR90-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR se permitió llegara al 90 % y el otro al 30 %; PRD70-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 70 % y el otro al 30 %; y PRD50-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 50 % y el otro al 30 %. Cuando cada uno de los tratamientos alcanzaba los niveles deseados de HAR entonces se aplicaba el riego. Similarmente, cuando en un lado la HAR alcanzaba valores ≤ 30 % el riego se invertía. Los

valores seguidos por letras diferentes dentro de cada fila denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  mediante la prueba de Tukey. Los datos son el promedio  $\pm$  el error estándar,  $n = 5$ , excepto para concentración de prolina donde  $n = 4$ .

Por otra parte, sólo algunos atributos de la calidad de los frutos, cambiaron con los distintos niveles de humedad. No se detectaron diferencias significativas en el contenido de sólidos solubles totales ( $^{\circ}$ Brix) pero sí en la acidez titulable de los frutos del tratamiento SPR50-30 respecto al testigo (Cuadro 5.2.). Sin embargo, el cociente sólidos solubles/acidez titulable, utilizado como indicador del sabor de los frutos, fue estadísticamente igual entre los tratamientos (Cuadro 5.2.). En el pH del jugo también se observaron diferencias entre los tratamientos (Cuadro 5.2.), y los jugos más ácidos (pH 4.6) correspondieron a los frutos de los tratamientos testigo y SPR90-30. La firmeza de los frutos fue mayor entre los tratamientos con secado parcial de la raíz (Cuadro 5.2.), particularmente en SPR50-30 y SPR90-30, con valores de 3.08 y 2.72 kg cm<sup>-2</sup>.

### **5.6. Contenido de prolina en las hojas**

La concentración de prolina en hojas de tomate cosechadas a los 156 DDS se presenta en el Cuadro 5.2. donde se puede observar que el contenido de prolina presentó disminuciones del 30, 27 y 8 % en SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30 en comparación con el testigo, sin embargo dichas diferencias no fueron estadísticamente significativas.



### 5.7. Contenido nutrimental del vástago

El contenido de nutrimentos del vástago de las plantas testigo y los diferentes niveles de secado parcial de la raíz se presentan en el Cuadro 5.3. El análisis estadístico de los resultados referentes a los macronutrimentos de las plantas con secado parcial de la raíz y el testigo no mostró diferencias significativas en el contenido de nitrógeno, fósforo ni potasio. En contraste, el contenido de calcio fue significativamente mayor en el tratamiento SPR50-30, con un aumento del 32 y 67 %, en comparación con SPR90-30 y el testigo, respectivamente. El contenido de magnesio aumentó significativamente en un 35 % en el tratamiento SPR50-30 en comparación con el testigo, mientras que el contenido de sodio aumentó significativamente en los tratamientos SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30 en un 97, 100 y 81 % en comparación con el testigo. Respecto a los micronutrimentos (Cuadro 5.3.), el contenido de boro fue significativamente mayor en el tratamiento SPR50-30 en un 34 % en comparación con el testigo; contrariamente, el contenido de cobre en ese tratamiento disminuyó 21 % respecto al testigo ( $P < 0.05$ ). Los diferentes niveles de humedad no modificaron significativamente el contenido de hierro, manganeso y zinc en el vástago (Cuadro 5.3.).

De acuerdo con los valores estándar de composición de tejido vegetal en la etapa de producción del cuarto racimo (Jones *et al.*, 1991), los tratamientos mostraron la misma tendencia en el contenido nutrimental del tejido foliar (Cuadro 5.4.). De esta manera, el contenido de nitrógeno, fósforo, cobre y hierro se encontró dentro de los niveles establecidos por las normas, mientras que los contenidos de calcio, magnesio, boro, manganeso y zinc se encontraron por encima de los niveles establecidos, contrariamente, el

contenido de potasio fue menor al establecido en las normas, lo que colocaría al potasio como el elemento limitante, tanto en el tratamiento testigo como en las plantas con secado parcial de la raíz.

**Cuadro 5.3.** Concentración nutrimental del vástago de plantas de tomate sometidas a cuatro niveles de humedad<sup>a</sup>

Elemento	Testigo	SPR90-30	SPR70-30	SPR50-30
Macronutrientos	mg g <sup>-1</sup>			
N	27.43±0.32a	27.80±0.28a	29.44±0.42a	28.46±0.77a
P	7.40±0.34a	7.54±0.50a	8.53±0.19a	7.94±0.46a
K	22.45±1.29a	21.29±0.78a	21.18±1.66a	21.17±0.26a
Ca	44.17±3.53b	55.96±3.29b	58.47±3.23ab	74.02±4.62a
Mg	15.56±1.27b	17.10±1.07ab	18.85±0.30ab	20.97±0.76a
Na	0.69±0.04b	1.36±0.07a	1.38±0.05a	1.25±0.17a
Micronutrientos	mg kg <sup>-1</sup>			
B	276.03±15.70b	324.81±23.22ab	315.22±12.10ab	370.38±21.27a
Cu	33.36±1.89a	30.66±1.91ab	27.79±1.14ab	26.24±0.94b
Fe	230.66±17.52a	241.95±8.34a	228.60±15.96a	249.58±23.50a
Mn	315.37±53.91a	382.46±24.72a	278.68±5.82a	359.41±6.56a
Zn	719.38±78.92a	791.52±77.65a	701.69±43.45a	850.39±39.58a

<sup>a</sup> Testigo, en el que la humedad aprovechable residual (HAR) en el sistema radical completo se permitió llegara hasta un 90 %; SPR90-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR se permitió llegara al 90 % y el otro al 30 %; PRD70-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 70 % y el otro al 30 %; y PRD50-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 50 % y el otro al 30 %. Cuando cada uno de los tratamientos alcanzaba los niveles deseados de HAR entonces se aplicaba el riego.

Similarmente, cuando en un lado la HAR alcanzaba valores  $\leq 30\%$  el riego se invertía. Los valores seguidos por letras diferentes dentro de cada fila denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  mediante la prueba de Tukey. Los datos son el promedio  $\pm$  el error estándar,  $n = 3$ .

**Cuadro 5.4.** Diagnóstico nutrimental de plantas de tomate sometidas a cuatro niveles de humedad<sup>a</sup>, en la etapa de producción del cuarto racimo mediante la comparación con las normas publicadas por Jones *et al.* (1991).

	N	P	K	Ca	Mg	B	Cu	Fe	Mn	Zn
	mg g <sup>-1</sup>					mg kg <sup>-1</sup>				
Normas										
bajo	<22.9	<2.4	<39.9	<14.9	<3.1	<24	<4	<59	<49	<19
suficiente	23-35	2.5-10	40-80	15-25	3.2-8	25-75	5-50	60-300	50-250	20-250
alto	>35.0	>10.0	>80.0	>25.0	>8.0	>75	>50	>300	>250	>250
Testigo	27.43	7.40	22.45	44.17	15.56	276.0	33.4	230.7	315.4	719.4
Diagnóstico	normal	normal	bajo	alto	alto	alto	normal	normal	alto	alto
SPR90-30	27.80	7.54	21.29	55.96	17.10	324.8	30.7	241.9	382.5	791.5
Diagnóstico	normal	normal	bajo	alto	alto	alto	normal	normal	alto	alto
SPR70-30	29.44	8.53	21.18	58.47	18.85	315.2	27.8	228.6	278.7	701.7
Diagnóstico	normal	normal	bajo	alto	alto	alto	normal	normal	alto	alto
SPR50-30	28.46	7.94	21.17	74.02	20.97	370.4	26.2	249.6	359.4	850.4
Diagnóstico	normal	normal	bajo	alto	alto	alto	normal	normal	alto	alto

<sup>a</sup> Testigo, en el que la humedad aprovechable residual (HAR) en el sistema radical completo se permitió llegara hasta un 90 %; SPR90-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR se permitió llegara al 90 % y el otro al 30 %; PRD70-30, en donde en un

lado de la raíz dividida la HAR llegó al 70 % y el otro al 30 %; y PRD50-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 50 % y el otro al 30 %. Cuando cada uno de los tratamientos alcanzaba los niveles deseados de HAR entonces se aplicaba el riego. Similarmente, cuando en un lado la HAR alcanzaba valores  $\leq 30$  % el riego se invertía. Los valores son el promedio de tres plantas,  $n = 3$ .

### **5.8. Extracción nutrimental del vástago**

Los cálculos de la extracción nutrimental, basados en la materia seca del vástago, mostraron que el secado parcial de la raíz afectó significativamente la incorporación de algunos macronutrientes principalmente en el vástago, respecto al tratamiento testigo (Cuadro 5.5.). De esta manera, la extracción de nitrógeno presentó una reducción del 20, 21 y 26 en SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30 en comparación con el testigo; similarmente, las plantas con secado parcial de la raíz redujeron la extracción de potasio y se cuantificó en el vástago como un 26, 31 y 36 % menor en SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30 en comparación con el testigo (Cuadro 5.5.). La extracción de fósforo por las plantas con secado parcial de la raíz solamente disminuyó de manera significativa en SPR90-30 y SPR50-30, en un 20 y 24 %, respectivamente, en comparación con el testigo. Contrariamente, la extracción de sodio cuantificada en el vástago de las plantas con secado parcial de la raíz tuvo un aumento significativo, del 54 %, en SPR90-30, en comparación con el testigo (Cuadro 5.5.). La extracción de los macronutrientes calcio y magnesio mostró similitud estadística entre tratamientos (Cuadro 5.5.).

Respecto a los micronutrientes, la extracción de cobre disminuyó en las plantas con secado parcial de la raíz en un 28, 39 y 44 % en SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30 en comparación con el testigo (Cuadro 5.5.), mientras que la extracción de hierro solamente disminuyó de manera significativa en SPR70-30 en un 27 % en comparación con el testigo (Cuadro 5.5.). Por otro lado, la extracción de boro, manganeso y zinc no mostraron diferencias significativas entre los tratamientos (Cuadro 5.5.).

**Cuadro 5.5.** Extracción nutrimental del vástago en plantas de tomate sometidas a cuatro niveles de humedad<sup>a</sup>

Elemento	Testigo	SPR90-30	SPR70-30	SPR50-30
Macronutrientes	g planta <sup>-1</sup>			
N	4.41±0.05a	3.51±0.04b	3.46±0.05b	3.25±0.09b
P	1.19±0.05a	0.95±0.06b	1.00±0.02ab	0.90±0.05b
K	3.61±0.21a	2.68±0.10b	2.49±0.19b	2.42±0.03b
Ca	7.09±0.57a	7.05±0.41a	6.87±0.38a	8.44±0.53a
Mg	2.50±0.20a	2.16±0.14a	2.22±0.04a	2.39±0.09a
Na	0.11±0.007b	0.17±0.009a	0.16±0.006ab	0.14±0.019ab
Micronutrientes	mg planta <sup>-1</sup>			
B	44.34±2.52a	40.95±2.93a	37.06±1.42a	42.25±2.43a
Cu	5.36±0.30a	3.87±0.24b	3.27±0.13b	2.99±0.11b
Fe	37.05±2.81a	30.50±1.05ab	26.88±1.88b	28.47±2.68ab
Mn	50.66±8.66a	48.22±3.12a	32.76±0.68a	40.99±0.75a
Zn	115.56±12.68a	99.79±9.79a	82.49±5.11a	96.99±4.51a

<sup>a</sup> Testigo, en el que la humedad aprovechable residual (HAR) en el sistema radical completo se permitió llegara hasta un 90 %; SPR90-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR se permitió llegara al 90 % y el otro al 30 %; PRD70-30, en donde en un

lado de la raíz dividida la HAR llegó al 70 % y el otro al 30 %; y PRD50-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 50 % y el otro al 30 %. Cuando cada uno de los tratamientos alcanzaba los niveles deseados de HAR entonces se aplicaba el riego. Similarmente, cuando en un lado la HAR alcanzaba valores  $\leq 30$  % el riego se invertía. Los valores seguidos por letras diferentes dentro de cada fila denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  mediante la prueba de Tukey. Los datos son el promedio  $\pm$  el error estándar,  $n = 3$ .

---

## VI. DISCUSIÓN

### 6.1. Relaciones hídricas

Los diferentes niveles de humedad aprovechable residual en las plantas con secado parcial de la raíz ocasionaron una reducción del contenido de agua del sustrato ( $\theta$ ; Fig. 5.1.), en un nivel suficiente para modificar significativamente las relaciones hídricas (medidas en términos del potencial hídrico foliar) de las plantas de tomate durante el crecimiento (Fig. 5.2. A); sin embargo, esas reducciones en las plantas con secado parcial de la raíz fueron insuficientemente severas para ocasionar síntomas visibles de pérdida de turgencia foliar o marchitamiento (Fig. 5.2. B). Este resultado contrasta con los de estudios previos, en vid (*Vitis vinifera* L.; De Souza *et al.*, 2003) y tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.; Mingo *et al.*, 2004), en los cuales la conductancia estomática fue afectada por el secado parcial de la raíz sin un decremento significativo del potencial hídrico foliar ( $\Psi_F$ ). Sin embargo, resultados similares a los de este estudio han sido reportados recientemente en frijol (*Phaseolus vulgaris* L.; Wakrim *et al.*, 2005) y chile pimiento (*Capsicum annum* L.; Dorji *et al.*, 2005), en los que el  $\Psi_F$  fue similar entre las plantas con secado parcial de la raíz pero significativamente diferente a las plantas con riego cercano a capacidad de campo. En el presente experimento, el potencial hídrico foliar del tratamiento testigo superó a los tratamientos con secado parcial de la raíz. Estos cambios sucedieron en el periodo de producción y crecimiento del fruto, a partir de los 98 y hasta los 139 DDS (Fig. 5.2. A). Los frutos son altamente demandantes de agua, la que resulta indispensable para sostener el potencial hídrico de las células en expansión y generar así la presión de turgencia requerida

para el crecimiento (Mingo *et al.*, 2003). Así, la competencia por agua entre los frutos en desarrollo, aunada a la demanda evaporativa, debida al aumento de la temperatura (en el transcurso del día y durante la temporada de crecimiento, con temperatura máxima promedio de 39.7° C), y al suministro limitado de agua en los tratamientos con secado parcial de la raíz, pueden haber sido las causas que condujeron a las reducciones en el potencial hídrico foliar de las plantas con secado parcial de la raíz.

## **6.2. Crecimiento vegetativo y foliar**

Al comparar el secado parcial de la raíz (SPR) con la técnica de riego convencional, resulta evidente que una ventaja importante de aquel sistema es el control que ejerce sobre el crecimiento vegetativo (Loveys *et al.*, 2000). En el presente estudio, se observó que la acumulación de biomasa final del vástago (hoja y tallo) disminuyó conforme los tratamientos restringían la disponibilidad de humedad en el sustrato (Fig. 5.3. A). Este comportamiento concuerda con los resultados obtenidos en frijol, en el que el secado parcial de la raíz causó una reducción de la biomasa del vástago del 20 % en comparación con plantas bien regadas y sin secado parcial de la raíz (Wakrim *et al.*, 2005). El crecimiento vegetativo presenta mayor sensibilidad al déficit hídrico que el intercambio de gases y el crecimiento del fruto (Dos Santos *et al.*, 2003). La inhibición del crecimiento foliar es generalmente la primera respuesta al estrés hídrico moderado y la elongación celular es particularmente sensible al déficit hídrico (Jones, 1992). Está ampliamente documentado el hecho de que en plantas con sequía, el crecimiento del vástago puede ser limitado como resultado de una insuficiencia hidráulica *i. e.* disminución del estado hídrico del vástago y/o de la señalización química que involucra la transferencia de información



química de la raíz a la parte aérea vía xilema (Comstock, 2002; Sobeih *et al.*, 2004). Existe suficiente evidencia experimental que demuestra que el crecimiento del vástago puede ser restringido debido a los mecanismos de señalización química raíz-vástago, incluso en la ausencia de una alteración del estado hídrico del tejido (Sobeih *et al.*, 2004). Shackel *et al.* (1987) mostraron que la expansión foliar en vid no fue totalmente dependiente de la turgencia celular, dentro de un nivel de estrés hídrico, lo que resaltó la importancia de la regulación del crecimiento por otros procesos metabólico y su relación en el control de la relajación y las propiedades mecánicas de la pared celular. La división celular, aunque es afectada por el estrés hídrico, normalmente es menos sensible que la expansión celular (Jones, 1992).

Otro beneficio del secado parcial de la raíz identificado en vid y tomate, es el control del vigor vegetativo (Loveys *et al.*, 2000; Davies *et al.*, 2000). En el presente experimento, el área foliar total de las plantas disminuyó en los tratamientos con secado parcial de la raíz (Fig. 5.3. B). Similarmente, el crecimiento medio del foliolo fue menor en las plantas con secado parcial de la raíz (Fig. 5.4. A-B). Cuando las plantas son expuestas a condiciones de sequía edáfica, el crecimiento foliar puede ser regulado por señales químicas generadas en la raíz independientemente del estado hídrico del vástago, dichas señales son conducidas hacia el xilema y transportadas mediante el flujo transpiratorio hacia los sitios de crecimiento foliar (Sobeih *et al.*, 2004). Existen varios reportes que sugieren que el ácido abscísico (ABA) puede actuar como un inhibidor del crecimiento del vástago (Sauter *et al.*, 2001) y otros que sugieren que esta hormona puede actuar en el sistema de señalización raíz-vástago para regular el crecimiento foliar (Davies *et al.*, 2000). Esta hipótesis está

sustentada en un trabajo de Bacon *et al.* (1998) quienes mostraron que las concentraciones de ABA comparables a las de plantas bien regadas podían restringir el crecimiento de la hoja. Dicha evidencia provino de un experimento en el que el pH de la savia del xilema se manipuló en plantas con buen riego y que por lo tanto tenían concentraciones bajas de ABA en el xilema. En estas condiciones la alcalinización del pH limitó el crecimiento foliar y cuando las concentraciones de ABA se redujeron en el mutante de cebada AZ 34 el efecto del pH en el crecimiento desapareció. Sin embargo, trabajos recientes sugieren que en contraste con el papel principal que se le asigna al ABA, como regulador de la apertura estomática cuando las plantas son expuestas a sequía edáfica, parece mucho menos probable que el ABA limite el crecimiento foliar (Sobeih *et al.*, 2004). En un experimento con tomate, el SPR inhibió el crecimiento foliar varios días antes de que aumentara la concentración de ABA en el xilema, e incluso cuando el aumento de ABA en el xilema precedía a la inhibición del crecimiento foliar, existían aumentos similares de ABA en el xilema tanto en plantas de tomate normal como en mutantes con una baja producción de etileno a pesar de los efectos contrastantes en el crecimiento foliar en respuesta al secado del suelo (Sobeih *et al.*, 2004), por lo que sugieren que el ABA del xilema no limita directamente el crecimiento foliar de las plantas de tomate expuestas a SPR. Sin embargo, en dicho estudio la inhibición del crecimiento foliar por el SPR fue temporalmente correlacionada con un aumento en la producción de etileno en las hojas en expansión, lo que sugirió que éste limitó el crecimiento foliar. Mayor evidencia, a favor del efecto del etileno, fue la respuesta divergente del crecimiento foliar y la producción de esta fitohormona en tomate normal y las plantas mutantes (con una baja producción de etileno) expuestas a sequía en el suelo, así, las plantas normales mostraron un aumento en la

producción de etileno y una inhibición del crecimiento foliar mientras que las plantas mutantes no presentaron aumento de la producción de esta fitohormona y tampoco inhibieron el crecimiento foliar (Sobeih *et al.*, 2004). En condiciones de SPR todavía falta por determinar si el aumento en el transporte del precursor de etileno, el ACC (ácido 1-amino-ciclopropano-1-carboxílico), actúa como una señal a larga distancia en respuesta a la sequía edáfica, aumentando la producción de etileno foliar e inhibiendo así el crecimiento foliar. También se ha sugerido que el papel de la acumulación de ABA, en condiciones donde el etileno puede potencialmente acumularse en altas concentraciones, es contrarrestar el efecto del ABA en el crecimiento y desarrollo, en estas condiciones, el ABA puede incluso promover la tasa de crecimiento foliar, en relación al crecimiento mostrado por plantas donde la acumulación de ABA es prevenida (Davies *et al.*, 2000). Los mecanismos por los cuales el ABA promueve el crecimiento foliar actualmente permanecen sin identificar.

### **6.3. Intercambio de gases y eficiencia en el uso del agua**

Cuando las plantas son expuestas al secado parcial de la raíz la conductancia estomática ( $g_s$ ) puede ser regulada por señales químicas generadas en la raíz y transportadas hacia el vástago, independientemente del estado hídrico de la planta (Stoll *et al.*, 2000). Conforme la disponibilidad de humedad en el suelo disminuye se sintetiza ABA en las raíces con sequía y el ABA es transportado hacia las hojas por el flujo transpiratorio y se ocasiona una reducción en la apertura estomática (Loveys *et al.*, 2000). En este estudio, las plantas de tomate sujetas a secado parcial de la raíz mostraron reducciones significativas de la conductancia estomática en comparación con el testigo (Fig. 5.5. B). El cierre de los

estomas durante el secado parcial de la raíz es variable entre las especies, por ejemplo, en el cultivo de vid se han registrado disminuciones en la conductancia estomática de 18 y 30 % (Loveys *et al.*, 2000), mientras que en plantas de tomate con secado parcial de la raíz, cultivado en invernadero, se registró una disminución del 44 % (Davies *et al.*, 2000), lo cual coincide con los resultados del presente estudio. Se ha propuesto que el mecanismo por el cual el ABA cierra los estomas involucra receptores de ABA extracelulares e intracelulares en las células oclusivas estomáticas, una vez que el ABA enlaza a dichos receptores en las membranas celulares, el ABA induce una transducción de señales en cascada dentro de las células oclusivas. Este proceso involucra un aumento de calcio citoplásmico mediante el incremento en la toma de calcio del apoplasto y de calcio liberado de las reservas internas. Este aumento del calcio, junto con un aumento del pH del citoplasma, despolariza la membrana celular de las células oclusivas y causa la salida de  $K^+$  y  $Cl^-$  de manera masiva. Así, el potencial osmótico de la célula se reduce y propicia la pérdida de agua, reducción de la turgencia celular y cierre de los estomas (Wilkinson, 2004). Sin embargo, existe evidencia que indica que la variación en la concentración de ABA en el xilema [X-ABA] no siempre puede explicar el cierre estomático inducido por la sequía, por lo que se sugiere que otros reguladores químicos, aparte del ABA, pueden actuar como moléculas señal del nivel de sequía del suelo y que pueden ser relevantes en el comportamiento estomático (Sobeih *et al.*, 2004). La alcalinización de la savia del xilema es una respuesta común a varios tipos de estrés edáfico y el aumento de la alcalinidad, mediante amortiguadores del pH suministrados a hojas independientes, vía flujo de transpiración, la restringen (Wilkinson *et al.*, 1998). Se hipotetizó que estos amortiguadores aumentaron el pH apoplástico y se demostró que disminuyeron el secuestro de ABA por las

células del mesófilo. Posteriormente, se vio que el aumento de las concentraciones de ABA del apoplasto en las inmediaciones de las células oclusivas causan el cierre de los estomas (Wilkinson y Davies, 1997). Todo esto puede ocurrir sin un aumento de la entrada de ABA, en ausencia de nuevo ABA sintetizado o sin una mayor concentración o flujo de ABA (Wilkinson, 2004). Por lo tanto, el cambio de pH que se presenta conforme el suelo se seca puede funcionar como una señal química de la raíz (o foliar) y conjuntamente con el ABA, alertan al vástago sobre la necesidad de conservar agua y proveen los medios por los cuales llevar a cabo un aumento de la EUA.

El cierre estomático parcial puede originar un decremento en la transpiración y posiblemente, un aumento en la eficiencia del uso del agua en las plantas con secado parcial de la raíz (De Souza *et al.*, 2003). En el presente estudio, la disminución en la conductancia estomática permitió a las plantas con secado parcial de la raíz transpirar menos agua que las plantas testigo (Fig. 5.5. A). Esto está en acuerdo con estudios previos en maíz (Kang *et al.*, 1998) y chile pimiento (Cantore *et al.*, 2000) en los cuales la transpiración foliar se redujo substancialmente en respuesta al secado parcial de la raíz. Como fue planteado anteriormente, conforme la disponibilidad de humedad en el suelo disminuye se sintetiza ABA en las raíces con sequía, y el ABA es transportado hacia las hojas por el flujo transpiratorio, lo que causa una reducción en la apertura estomática y se restringe así la pérdida de agua por transpiración (Loveys *et al.*, 2000). De hecho, la presencia de ABA en el xilema parece necesaria para la respuesta estomática a los cambios en la demanda evaporativa. En hojas de vid se demostró que cuando la demanda evaporativa aumentaba mediante cambios en el gradiente de presión de vapor hoja-aire de 1.2 a 3.2 kPa, después de

un periodo corto de tiempo de aclimatación, la transpiración no cambiaba significativamente si 0.36  $\mu\text{M}$  de ABA era la concentración presente en la solución transpirada. Por otra parte, si la solución transpirada no contenía ABA entonces la tasa transpiratoria aumentaba significativamente en respuesta a la alta demanda evaporativa (Stoll *et al.*, 2000). El aumento en la concentración de ABA en el xilema de vid con secado parcial de la raíz puede así contribuir al aumento en la eficiencia transpiratoria, permitiéndoles responder a los cambios en la demanda evaporativa de manera más efectiva (Stoll *et al.*, 2000). El aumento en el pH de la savia del xilema asociado al secado parcial de la raíz en vid puede también contribuir a la regulación de la conductancia estomática (Stoll *et al.*, 2000). Así, la transpiración en hojas de *Commelina communis* fue reducida conforme el pH de la savia del xilema aumentó, además de que este efecto requirió la presencia de ABA en la solución transpirada (Wilkinson y Davies, 1997).

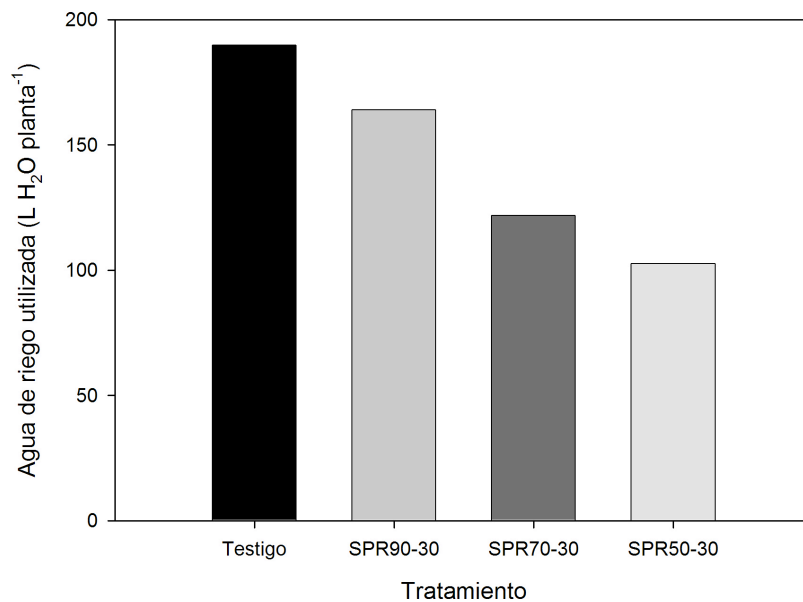
Cuando las raíces se encuentran en suelo seco, incluso en una situación donde solo una parte del sistema radical está con sequía, una cantidad substancial de ABA puede ser producida en las raíces y transportada a través del xilema hacia el vástago donde la apertura estomática puede ser regulada (Sauter *et al.*, 2001). El método de secado parcial de la raíz toma ventaja de dicha respuesta fisiológica y expone parte del sistema radical a condiciones de sequía alternadamente. Como se describió en un trabajo previo (De Souza *et al.*, 2003), dicho método de riego puede restringir la pérdida de agua y al mismo tiempo mantener las tasas fotosintéticas en niveles comparables al de plantas con otros tratamientos (riego adecuado y déficit de riego). De hecho, se puede presentar un considerable cierre de los estomas sin cambios en la fotosíntesis (Jones, 1992), lo que permite a la planta utilizar

menos agua y mantener la fijación de carbono. Aún cuando los datos de conductancia estomática del presente estudio mostraron evidencias del cierre parcial de los estomas en las plantas con secado parcial de la raíz (Fig. 5.5. B), las tasas de fijación de CO<sub>2</sub> variaron reducidamente entre los tratamientos, con solo un ligero incremento en las plantas con SPR90-30 (Fig. 5.5. C). Dicho comportamiento ha sido explicado a través de la relación no lineal entre la conductancia estomática y la fotosíntesis (Düring y Loveys, 1996). En experimentos con vid Düring y Loveys (1996) vieron que existía una relación no lineal entre la asimilación de CO<sub>2</sub> y la conductancia estomática, y cuando ésta se redujo 50 % la fotosíntesis disminuyó sólo 30 %. Contrariamente, la relación entre la transpiración y la apertura estomática es lineal (Kang *et al.*, 2001). De esta manera puede presentarse un cierre considerable de los estomas con cambios nulos o decrementos muy ligeros en la fotosíntesis, lo que permite a la planta utilizar menos agua y mantener la fijación de carbono. Dicha regulación puede presentarse en ausencia de un déficit hídrico foliar detectable a simple vista y puede ser considerado como un mecanismo de retroalimentación con el cual las plantas pueden maximizar su supervivencia acorde a la disponibilidad de agua en el suelo. Obviamente, reducir la pérdida de agua, mediante el cierre parcial de la apertura estomática, antes de que ocurra un marchitamiento foliar catastrófico, puede potencialmente ahorrar agua y así aumentar la posibilidad de supervivencia de la planta (Kang *et al.*, 2001). Sin embargo, las mejoras en la EUA *per se* es muy probable que solo sean de valor donde existe poca competencia (*i.e.* en condiciones controladas en invernadero), ya que no sería de mucha utilidad para una planta tener una alta EUA si sus vecinas agotan el agua disponible primero, lo que sería típico del crecimiento en condiciones naturales (Jones, 2004).

Como se ha planteado a lo largo de este apartado, conforme las plantas experimentan un déficit hídrico, las raíces interactúan con el suelo seco e influyen en el funcionamiento foliar a través de las señales químicas generadas en la raíz y transportadas hacia el vástago vía xilema (Loveys *et al.*, 2000; Sauter *et al.*, 2001). Estas sustancias actúan para disminuir la transpiración y el área foliar para reducir la pérdida de agua por el follaje (Davies *et al.*, 2002; Sobeih *et al.*, 2004). En el presente estudio, la mínima variación en las tasas de asimilación y la reducción de la transpiración en las plantas con secado parcial de la raíz, resultó en un aumento de la eficiencia en el uso del agua instantánea del 28, 25 y 33 % en los tratamientos SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30 en comparación con el testigo (Fig. 5.5. D), este comportamiento aumenta la eficiencia en el uso del agua al permitir que la fotosíntesis continúe y a la vez reduzca la transpiración. Similarmente, Chaves *et al.* (2004) reconocieron que la eficiencia en el uso del agua intrínseca, comúnmente aumenta en respuesta a un déficit hídrico medio debido al cierre estomático inducido por la sequía. En suma, los resultados del intercambio de gases en las plantas de tomate (Fig. 5.5. A-D) sugieren que los distintos niveles de secado parcial de la raíz no inhibieron significativamente la fotosíntesis, pero sí restringieron la conductancia estomática, la transpiración y la producción de área foliar (Fig. 5.3. B), con lo que fue controlada la pérdida de agua por transpiración y reducido el consumo de agua del sustrato. Como resultado de este comportamiento fisiológico de la planta y en respuesta a los niveles de humedad evaluados, se redujo la cantidad de agua de riego aplicada para reponer el reservorio del sustrato en los tratamientos con secado parcial de la raíz. Lo anterior, permitió un ahorro en el agua de riego del 14, 35 y 46 % en SPR90-30, SPR70-30 y



SPR50-30 respecto al testigo, durante el periodo experimental (Fig. 6.1.). Estas respuestas concuerdan con el ahorro de agua de riego de reportes previos en estudios con secado parcial de la raíz en plantas de maíz (Kang *et al.*, 1998), chile pimiento (Kang *et al.*, 2001), vid (De Souza *et al.*, 2004) y frijol (Wakrim *et al.*, 2005).



**Figura 6.1.** Agua de riego utilizada en el cultivo de tomate bajo cuatro niveles de humedad, testigo, en el que la humedad aprovechable residual (HAR) en el sistema radical completo se permitió llegara hasta un 90 %; SPR90-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR se permitió llegara al 90 % y el otro al 30 %; PRD70-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 70 % y el otro al 30 %; y PRD50-30, en donde en un lado de la raíz dividida la HAR llegó al 50 % y el otro al 30 %. Cuando cada uno de los tratamientos alcanzaba los niveles deseados de HAR entonces se aplicaba el riego. Similarmente, cuando en un lado la HAR alcanzaba valores  $\leq 30$  % el riego se invertía.

#### 6.4. Producción y rendimiento

No obstante las reducciones significativas de la transpiración, conductancia estomática y biomasa del vástago, el secado parcial de la raíz no disminuyó significativamente el rendimiento de los frutos, expresado como materia fresca de fruto por planta (Cuadro 5.1.). Resultados similares han sido obtenidos en otros estudios con tomate en los que no se detectaron pérdidas en el rendimiento de plantas cultivadas en condiciones de secado parcial de la raíz (Zegbe-Domínguez *et al.*, 2003; Kirda *et al.*, 2004). Para explicar el efecto mínimo en el rendimiento en comparación con los efectos pronunciados en el crecimiento vegetativo, se sugiere que las señales químicas que limitan el crecimiento vegetativo no alcanzan el fruto debido a la existencia de una limitada conexión de xilema entre el vástago y el fruto de tomate (Davies *et al.*, 2000). La acción de dichas señales, producidas en la raíz, para restringir el crecimiento del fruto hasta un nivel como el presentado en el vástago (Fig. 5.3. A-B) depende de un gran número de factores, uno de los cuales puede ser su capacidad para penetrar hasta los sitios de acción en el fruto. Así, es de gran relevancia que el fruto de tomate desarrollado recibe un gran suministro de agua vía floema. De hecho, es bien conocido que en los frutos en expansión de varias especies de plantas una gran proporción de agua es transportada hacia el fruto vía floema y particularmente en tomate esta tendencia es muy marcada, sobre todo en los estados avanzados del crecimiento del fruto, en los cuales más del 90 % del agua transportada hacia este órgano es mediante floema (Ho *et al.*, 1987). De esta manera, las señales conducidas por el xilema pueden alcanzar el fruto en el desarrollo temprano, pero no pueden penetrarlo en estadios posteriores; así son explicados los reducidos efectos en el crecimiento del fruto y el rendimiento, en relación a las partes vegetativas de las plantas (Davies *et al.*, 2000).

Por otra parte, no hubo diferencias significativas en el número de frutos por planta entre los tratamientos con secado parcial de la raíz y el testigo (Cuadro 5.1.). En otras investigaciones la reducción del número de frutos se ha visto asociada al aborto de flores inducido por un déficit hídrico severo (Pulupol *et al.*, 1996; Zegbe-Domínguez *et al.*, 2003), lo que indica que el secado parcial de la raíz sólo, parece que promueve una respuesta similar a la de una sequía media del suelo y sin modificar el estado hídrico del vástago de manera catastrófica.

La pudrición apical del fruto de tomate es un desorden fisiológico causado por la deficiencia de calcio en la parte distal del fruto. Los síntomas de este desorden son la presencia de manchas café negruscas asociada a necrosis del tejido. Estos síntomas generalmente aparecen al inicio de la fase de crecimiento del fruto y es más marcado cuando el crecimiento del fruto es más rápido (Guichard *et al.*, 2001). En el presente estudio no hubo diferencias significativas en la biomasa fresca de fruto con pudrición apical entre los distintos tratamientos (Cuadro 5.1.); sin embargo, la presencia de pudrición apical origina que ese fruto no sea comercializable ni accesible para el almacenamiento debido al riesgo de infección por hongos, bacterias y virus. Guichard *et al.* (2001) argumentaron que la pudrición apical puede ser agravada cuando el tomate es expuesto a grandes déficit de presión de vapor, como las registradas en el presente experimento representadas por una humedad relativa promedio mínima del 22.5 % durante el día. Estas observaciones concuerdan con los estudios de los efectos de la humedad del aire en la absorción y distribución de calcio en la planta (hojas, fruto). En tomate, una proporción alta de calcio

absorbido por la planta y transportado por el xilema vía el flujo de la transpiración es dirigido principalmente hacia las hojas y en menor proporción al fruto, debido a la diferencia de la tasa transpiratoria entre estos dos órganos (Ho y Adams, 1994).

En el presente estudio se vio que la biomasa seca de los frutos en las plantas con secado parcial de la raíz se redujo significativamente en 26, 28 y 25 % para SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30 en comparación con el testigo (Cuadro 5.1.). Mingo *et al.* (2004) también observaron una disminución significativa en la biomasa seca del fruto de tomate en plantas con secado parcial de la raíz y un aumento significativo de la biomasa seca de la raíz, por lo que propusieron que el aumento de la biomasa seca de la raíz originó un desvío de recursos del vástago y de los frutos. Recientemente, las señales químicas inducidas por el estrés han sido implicadas en la limitación del crecimiento del fruto de tomate (Davies *et al.*, 2000; Mingo *et al.*, 2003). Este tipo de control del crecimiento del fruto fue originalmente categorizado como improbable, debido a que la conexión de xilema entre el vástago y el fruto de tomate se pierde conforme el fruto se desarrolla (*i. e.* Davies *et al.*, 2000); así, el acceso de agua hacia el fruto está limitado al floema. No obstante, Davies *et al.* (2000) fueron capaces de mostrar que el déficit de agua en el suelo puede aún limitar la expansión del fruto en la ausencia de cambios en el estado hídrico del vástago (con secado parcial de la raíz), identificando un papel para las señales químicas generadas en la raíz y la libre transmisión de éstas del vástago hacia el fruto. Desde entonces, se ha sugerido que la conexión del xilema con el fruto se mantiene hasta los últimos estadios de desarrollo del fruto en algunos cultivares y sólo entonces las señales químicas dejan de ser transmitidas (Mingo *et al.*, 2003). Por otra parte en vid, los frutos parecen estar aislados del xilema (y de

las señales químicas generadas en la raíz y transportadas por esta ruta) temprano en su desarrollo, conforme el SPR reduce el crecimiento foliar y la conductancia estomática en la ausencia de un cambio del tamaño de la uva (Stoll *et al.*, 2000) Es probable que los frutos de diferentes especies puedan responder a las señales químicas para controlar el crecimiento en relación a las perturbaciones de la raíz en distinto nivel, parcialmente en dependencia del nivel de conexión del xilema con el vástago y el fruto.

El estrés que indujo las reducciones del crecimiento del fruto (biomasa seca) no mejora la eficiencia en el uso del agua del cultivo; sin embargo, el crecimiento del fruto es usualmente reducido por el estrés en menor proporción que el crecimiento vegetativo, de manera tal que los efectos del estrés en el rendimiento y la EUA del cultivo son pequeños. Además, puede argumentarse que debido a que los frutos también pierden agua por transpiración (Hetherington *et al.*, 1998), pero no fotosintetizan, un decremento en el tamaño del fruto podría aumentar la eficiencia en el uso del agua del fruto. Aunque la importancia de dicha EUA del fruto puede ser debatible, se ha acumulado evidencia acerca de señales químicas que pueden influenciar dicho parámetro y que son similares a aquellas que controlan el crecimiento foliar. Mingo *et al.* (2003) ha mostrado que el fruto de tomate de plantas expuestas al suelo seco durante el secado parcial de la raíz (donde el estado hídrico del vástago se mantiene sin cambio) exhibe reducciones en la tasa de crecimiento en ausencia de cambios cuantificables en la turgencia del mesocarpo del fruto. Estos autores también demostraron por primera vez que el pH sub-epidérmico del fruto puede aumentar cuando un déficit hídrico es impuesto. Estos datos proveen evidencia circunstancial que sugiere que las señales químicas, entendidas como un cambio en el pH,

tienen un papel clave en la regulación de la expansión celular del fruto durante un déficit hídrico y pueden libremente pasar del vástago hacia el fruto (Wilkinson, 2004). Sin embargo, se desconoce cómo el pH afecta el crecimiento del fruto en la misma forma que el crecimiento foliar. Es posible sugerir que el aumento del pH de las hojas y frutos redistribuye y direcciona el ABA entrante hacia los sitios activos de restricción del crecimiento en el fruto (Mingo *et al.*, 2003).

### **6.5. Calidad del fruto**

El secado parcial de la raíz mejoró algunas características de la calidad del fruto. Así, el porcentaje de acidez titulable aumentó significativamente en el tratamiento SPR50-30 y el pH mayor se registró en el tratamiento SPR70-30 (Cuadro 5.2.). El ácido cítrico es una fuente importante de vitamina C, por lo que el aumento de su contenido en los tratamientos con secado parcial de la raíz representa beneficios adicionales de incremento de la calidad de los frutos. El contenido de sólidos solubles y el cociente sólidos solubles/acidez titulable fueron significativamente iguales entre los tratamientos (Cuadro 5.2.). Este resultado difiere de estudios previos en tomate en los que fueron determinados aumentos significativos en el contenido de los sólidos solubles en el fruto en diferentes esquemas de riego (Davies *et al.*, 2000; Zegbe-Domínguez *et al.*, 2003). En un experimento con tomate Davies *et al.*, (2000) encontraron en las plantas con secado parcial de la raíz una disminución significativa del tamaño y peso fresco del fruto, que aunado al mantenimiento en la acumulación de biomasa en los frutos de menor tamaño, se reflejó en un aumento del 21 % del contenido de sólidos solubles totales. En el presente estudio la similitud del contenido de agua del fruto y tasas de asimilación de carbono pudieron haber contribuido a la similitud del contenido de

sólidos solubles totales entre los frutos de los diferentes tratamientos. Los niveles de acidez titulable están dentro de los niveles reportados para tomate cultivado convencionalmente en suelo (Thybo *et al.*, 2006), mientras que el contenido de sólidos solubles y pH de los frutos son mayores a los reportado por Thybo *et al.* (2006), estas diferencias son positivas, pues Tando *et al.* (2003) señalaron que los tomates descritos como de ‘gran sabor’ están caracterizados por sus bajos niveles de acidez titulable y alto contenido de sólidos solubles. Dado que el sabor de los frutos está dado en gran parte por los niveles de azúcares y ácidos orgánicos (Gómez y Camelo, 2002), se puede inferir que el secado parcial de la raíz no modificó el sabor de los frutos de tomate dependiente del cociente sólidos solubles/acidez titulable.

La firmeza de los frutos fue mayor en los tratamientos con secado parcial de la raíz, particularmente en SPR50-30 y SPR90-30, respecto al tratamiento testigo (Cuadro 5.2.), lo que representa una producción de frutos más firmes, característica de calidad importante durante la postcosecha del tomate. La pérdida de la firmeza es resultado de la acción de tres enzimas principales: celulasa, pectinesterasa y poligalacturonasa (Gómez y Camelo, 2002), cuyas actividades quizá se modifiquen en respuesta a los cambios de humedad en el suelo. En general, el secado parcial de la raíz mejora algunos parámetros que definen la calidad del fruto y que en gran medida determinan la decisión del consumidor de compra del producto.

#### **6.6. Ajuste osmótico y acumulación de prolina**

El estrés hídrico origina una gran cantidad de cambios fisiológicos y bioquímicos en las plantas, uno de ellos es la acumulación de solutos de bajo peso molecular comúnmente referidos como solutos compatibles que incluyen a la prolina, los cuales contribuyen al ajuste osmótico como un mecanismo de tolerancia a la sequía (Bajji *et al.*, 2001). El ajuste osmótico es usualmente definido como una disminución en el potencial osmótico celular resultado de un aumento de los solutos intracelulares (Bajji *et al.*, 2001). Las plantas que tienen tejidos con una tolerancia limitada a la deshidratación y que dependen de la evasión del déficit hídrico para su supervivencia son conocidas como evasoras a la sequía (Jones, 1992). Las evasoras a la sequía tienen mecanismos que optimizan la toma de agua y/o minimizan su pérdida (*i. e.*, a través del cierre estomático temprano). En contraste, las plantas que presentan tejidos con una alta tolerancia a la deshidratación y solo mecanismos de evasión moderados son conocidas como tolerantes a la sequía (Jones, 1992). Estas plantas modifican primero el ajuste osmótico para sobrevivir a la sequía, lo que ayuda a mantener la turgencia y permite que los estomas permanezcan abiertos aún con un gran déficit hídrico foliar. De esta manera, las plantas han desarrollado diferentes mecanismos para minimizar el problema de la turgencia en un amplio intervalo de potenciales hídricos atmosféricos y del suelo. Por ejemplo, la respuesta estomática en vid es modulada finamente mediante una respuesta rápida a las variaciones atmosféricas en el DPV y en respuesta al potencial matricial del suelo a través de señales químicas derivadas de la raíz, manteniendo así el potencial hídrico foliar dentro de un intervalo pequeño (Loveys *et al.*, 2004). En cambio, el albaricoque asigna una porción del carbono fijado para la acumulación y concentración de solutos, lo que le permite mantener la turgencia foliar y estomática, así como el intercambio de gases en condiciones de un potencial hídrico foliar



bajo (Loveys *et al.*, 2004). Augé y Moore (2002) plantearon distinciones similares entre los mecanismos anteriores mediante estudios con diferentes especies arbóreas caducifolias. Ellos concluyeron que las especies que mostraban un considerable ajuste osmótico presentaban solo pequeñas reducciones en la conductancia estomática en respuesta a una disminución en el potencial matricial del suelo, mientras que las especies que mostraron poco ajuste osmótico foliar presentaron una mayor sensibilidad estomática a condiciones similares de secado del suelo. Al parecer esto último es lo que sucede en las plantas de tomate sometidas a condiciones de secado parcial de la raíz, así, podría entenderse por que los niveles de prolina en las hoja permanecen sin cambio significativo (Cuadro 5.2.) y la regulación estomática drástica encontradas en el presente estudio (Fig. 5.5. B). En adición, se ha encontrado que en el tejido foliar de tomate la prolina no se acumula en niveles significativamente elevados para contribuir al ajuste osmótico (Aziz *et al.*, 1999). Dado que la modificación de la EUA, resultado del secado parcial de la raíz, proviene de la estimulación del cierre estomático parcial, parece improbable que especies que se basan exclusivamente en el ajuste osmótico puedan responder positivamente al secado parcial de la raíz.

### **6.7. Estado nutrimental del vástago**

Aunque la absorción de agua y de nutrimentos son procesos independientes en la raíz, la necesidad de agua disponible en la planta y el suelo para el crecimiento y el transporte de nutrimentos establece una relación íntima entre ambos procesos. Esta relación tan estrecha

hace difícil definir claramente el efecto de la limitación de agua en la nutrición. Los nutrientes son generalmente absorbidos como iones y el agua es el medio de transporte. En el suelo, el agua, en una amplitud de -0.01 a -1 MPa es esencial para cada uno de los procesos que promueven la disponibilidad de nutrientes, desde las reacciones que afectan sus concentraciones en la solución del suelo a través de su transporte por difusión y flujo de masas hacia la superficie de la raíz, hasta su absorción por la raíz (Viets, 1972). A su vez, la habilidad de la raíz para absorberlos es afectada por su capacidad de absorción, su habilidad para translocarlos de la raíz a las hojas y su capacidad para extender su sistema radical hacia puntos más distantes de suministro.

En este estudio se analizaron dos medidas de la disponibilidad nutrimental, entendida esta última como la toma real o contenido mineral de la planta, la concentración nutrimental y la extracción nutrimental. Acerca de la primera medida y en relación con la disponibilidad de agua en el suelo, Viets (1972) concluyó que la disminución del suministro de agua produce un aumento definido de la concentración de nitrógeno y un decremento en la concentración de potasio, con efectos variables en las concentraciones de fósforo, calcio y magnesio en las plantas. En el presente trabajo, los resultados muestran que respecto a los macronutrientes, las plantas con secado parcial de la raíz y el testigo no mostraron diferencias significativas en el contenido de nitrógeno, fósforo y potasio (Cuadro 5.3.). En contraste, el contenido de calcio fue significativamente mayor en el tratamiento SPR50-30 en comparación con el testigo (Cuadro 5.3.), similarmente, el contenido de magnesio aumentó significativamente en un 35 % en el tratamiento SPR50-30 en comparación con el testigo (Cuadro 5.3.). Según Pitman (1981), las reducciones en la disponibilidad de

humedad reducen el contenido de agua del sustrato, lo cual limita la difusión de los iones en el sustrato y origina aumentos locales en la concentración de ciertos iones, como  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{Mg}^{2+}$  afectando la absorción nutrimental, lo que aunado al aumento en las concentraciones puede fomentar la absorción relativa de ciertos iones tales como calcio y magnesio. Por otra parte, el contenido de sodio aumentó significativamente en los tratamientos SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30 en un 97, 100 y 81 % en comparación con el testigo. Dado que el tomate es usualmente considerado una especie tolerante al sodio (Marschner, 1995), es posible que las plantas con secado parcial de la raíz absorban el ión sodio del suelo para mantener el potencial osmótico celular. Respecto a los micronutrientes, el contenido de boro fue significativamente mayor en el tratamiento SPR50-30 en comparación con el testigo, contrariamente, el contenido de cobre en el mismo tratamiento disminuyó significativamente en un 21 % con respecto al testigo (Cuadro 5.3.). Se conoce que el cobre una vez que es absorbido se mueve como complejos aniónicos en la savia del xilema (Shuman, 1994), así, la disminución drástica del área foliar (Fig. 5.3. B) y las menores tasas transpiratorias de las plantas con secado parcial de la raíz (Fig. 5.5. A), pudieron causar la disminución de la absorción nutrimental de dicho elemento, como consecuencia de una reducción en la demanda y en la transpiración. Los diferentes programas de riego no mostraron diferencias significativas en el contenido de hierro, manganeso y zinc en el vástago de tomate (Cuadro 5.3.).

En la mayoría de las plantas, la disponibilidad de nutrientes es mayor cuando el contenido de agua en el suelo es cercano a la capacidad de campo, esto permite la mejor combinación de suficiente espacio de aireación para la difusión de oxígeno, la mayor

cantidad de nutrimentos en su forma soluble, la máxima área para la difusión de iones y flujo de masas de agua y las condiciones favorables para el crecimiento de la raíz (Viets, 1972). Esto se vio reflejado en la extracción nutrimental de las plantas del tratamiento testigo, con una mayor extracción de nutrimentos en la mayoría de los elementos analizados (Cuadro 5.5.). La cantidad de agua en el suelo afecta la cantidad de nutrimentos en la solución y la velocidad de movimiento hacia la raíz mediante difusión y flujo de masas conforme el agua es absorbida por la raíz (Viets, 1972). Así, cuando existe disponibilidad limitada de agua, los iones se vuelven menos móviles en el suelo debido a que el aire reemplaza al agua en los poros de las partículas del suelo, lo que hace el camino desde el suelo a la superficie de la raíz menos accesible (Chapin, 1991). Este efecto en la movilidad de los nutrimentos es importante incluso sobre los contenidos normales de agua del suelo (potencial hídrico del suelo de  $-0.01$  y  $-1.0$  MPa) que pueden tener un efecto mínimo en las relaciones hídricas de las plantas (Chapin, 1991). Debido a que la tasa de difusión de los iones hacia la superficie de la raíz es usualmente el paso limitante en la extracción nutrimental de las plantas, la reducción de la disponibilidad de agua puede afectar el crecimiento de las plantas substancialmente (Chapin, 1991). Esto concuerda con los datos de crecimiento del vástago, con base en la materia seca obtenidos en este estudio, en los cuales el tratamiento testigo mostró el mayor valor con  $160.64 \pm 10.34$  g, mientras que los tratamientos con secado parcial de la raíz mostraron reducciones en la acumulación de materia seca del vástago de 21, 26 y 29 % ( $126.07 \pm 11.24$ ,  $117.56 \pm 8.21$  y  $114.06 \pm 8.52$  g) para SPR90-30, SPR70-30 y SPR50-30 en los cuales la disponibilidad de humedad se vio disminuida (Fig. 5.1.). De hecho, el efecto de un bajo contenido de agua del suelo en la disponibilidad de nutrimentos es tan importante como los efectos directos del estrés hídrico

en las plantas, de esta manera, la concentración en el tejido vegetal de los nutrimentos que limitan el crecimiento, como el nitrógeno y fósforo, generalmente declinan con el estrés hídrico (Chapin, 1991). En el presente trabajo, se encontró una disminución en la extracción nutrimental de nitrógeno y fósforo en las plantas con secado parcial de la raíz (Cuadro 5.5.), lo que era pronosticable, ya que este programa de riego origina que las plantas presenten algunas respuestas comunes al estrés hídrico medio pero de manera controlada y sin modificar en gran medida el estado hídrico del vástago. Estos resultados contrastan con los obtenidos por Savić *et al.* (2006) en tomate, quienes encontraron un aumento del 22 % en el contenido de nitrógeno en el vástago de plantas con SPR respecto a las plantas testigo. Es de esperarse que estos elementos aumenten en caso de que el agua tenga mayor efecto en el crecimiento que la toma de nutrimentos (Chapin, 1991). Además, las condiciones de secado intermedio y sequía del suelo pueden permitir un incremento en la capacidad oxidativa del suelo, lo que ocasiona que elementos como el fósforo se encuentren menos disponibles por las condiciones oxidativas del sustrato (Brown *et al.*, 2005). En el presente estudio, la extracción de fósforo y su proporción en el vástago disminuyó en las plantas con secado parcial de la raíz (Cuadro 5.5.). El fósforo típicamente se encuentra formando complejos insolubles en condiciones aeróbicas conforme se enlaza al hierro para formar fosfatos férricos o a otros metales en el suelo (Brown *et al.*, 2005).

Se ha estipulado que en la mayoría de las plantas, la disponibilidad de nutrimentos es mayor cuando el contenido de agua en el suelo es elevado (Viets, 1972), de esta manera, Mederski y Wilson (1960) encontraron que la extracción de K aumentaban de manera lineal con el aumento en el contenido de agua en plantas de maíz. Por ejemplo, cuando el suelo

inicialmente contenía 12.1 % de agua (p/v) el contenido de K era 2.6 % y cuando el contenido de agua era del 20.8 % el contenido de K era 3.8 %. Este comportamiento es consistente con los resultados del presente estudio en el que la extracción de potasio fue mayor en las plantas testigo (Cuadro 5.5.), las cuales presentaron un mayor contenido de agua en el sustrato durante todo el periodo experimental (Fig. 5.1.). Contrariamente, la extracción de sodio en el vástago de plantas con secado parcial de la raíz tuvo un aumento significativo en SPR90-30 del 54 % en comparación con el testigo (Cuadro 5.5). Este comportamiento puede ser atribuido a que en la presencia de sodio probablemente se atenúan los efectos de la deficiencia de potasio, particularmente en la raíz de tomate donde el antagonismo K-Na está involucrado (Pujos y Morard, 1997), además de que el tomate es usualmente considerado una especie tolerante al sodio (Marschner, 1995). En la extracción de los macronutrientes calcio y magnesio no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos (Cuadro 5.5.).

Entre los micronutrientes, la extracción de cobre disminuyó en las plantas con secado parcial de la raíz en comparación con el testigo (Cuadro 5.5.), mientras que el hierro solamente disminuyó significativamente en SPR70-30 con un 27 % en comparación con el testigo (Cuadro 5.5.). Se conoce que el cobre una vez que es absorbido se mueve como complejos aniónicos en la savia del xilema (Shuman, 1994), similarmente, el hierro es reducido en la superficie de la raíz y translocado a la hoja a través del xilema en una forma combinada (Shuman, 1994), lo que aunado a la fuerte disminución del área foliar (Fig. 5.3. B) y las reducciones en las tasas transpiratorias de las plantas con secado parcial de la raíz (Fig. 5.5. A), pudo causar una disminución en la absorción nutrimental de dichos

elementos, como consecuencia de una reducción de la demanda y en la transpiración. Por otro lado, la extracción de boro, manganeso y zinc no mostró diferencias significativas entre los tratamientos (Cuadro 5.5.). Sin embargo, aunque se conoce mucho acerca de la respuesta de varias plantas de importancia agrícola al secado parcial de la raíz se conoce muy poco acerca de los procesos de absorción y disponibilidad nutrimental en dichas condiciones.

## VII. CONCLUSIONES

Los diferentes niveles de secado parcial de la raíz modificaron el potencial hídrico foliar de las plantas, pero en un nivel limitado que permitió mantener sin cambio la turgencia del vástago, lo que sugiere la participación combinada de señales hidráulicas y químicas en respuesta al secado de una parte del sustrato y a la restricción de humedad durante el ciclo del cultivo.

Las plantas de tomate con secado parcial de la raíz acumulan menos materia seca en hojas y tallo, respecto a las de raíz intacta y bien hidratadas, lo que origina una disminución en el crecimiento del vástago.

Las plantas de tomate con secado parcial de la raíz presentan menores tasas de elongación del foliolo y menor longitud del mismo, ocasionando una disminución en la producción de área foliar total por planta y una reducción de la superficie del tejido que potencialmente puede perder agua por transpiración.

El secado parcial de la raíz generó una disminución en la conductancia estomática y en la transpiración, sin tener un impacto significativo en las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub>, lo cual originó un aumento en la eficiencia en el uso del agua instantánea (*A/E*) de las plantas de tomate, lo que significa una mejora en la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> por unidad de agua transpirada.



Los cambios en la fisiología y crecimiento del vástago, resultados de los cambios en los niveles de humedad aprovechable residual, permitieron reducir la cantidad y frecuencia de los riegos necesarios para reponer el reservorio hídrico en las plantas con secado parcial de la raíz, generando así un ahorro en el agua de riego utilizada hasta del 46 %.

Las plantas de tomate cultivadas con secado parcial de la raíz presentaron un rendimiento y número de frutos similar al de las plantas cultivadas con riego convencional.

No se presentaron cambios importantes en el contenido de sólidos solubles y acidez titulable del fruto de tomate en condiciones de secado parcial de la raíz, lo que representa producir frutos de igual sabor en las distintas condiciones de riego. No obstante, la mayor firmeza de los frutos producidos con secado parcial de la raíz les confiere mayor calidad para su manejo postcosecha.

En las plantas de tomate con secado parcial de la raíz la prolina no se acumula en niveles suficientes para generar un ajuste osmótico en respuesta a la sequía de una porción del sustrato y a las condiciones limitantes de humedad, respecto a las de raíz intacta y bien hidratadas.

Los cambios y disminución en el contenido de agua del sustrato aumentan la concentración de calcio, magnesio, sodio y boro en el follaje, mientras que la concentración de cobre se reduce al menos en alguna condición de secado parcial de la raíz.

Los cambios y disminución en el contenido de agua del sustrato reducen la extracción de nutrientes como el nitrógeno, fósforo, potasio, cobre y hierro, mientras que la de sodio aumenta al menos en alguna condición de secado parcial de la raíz.

### VIII. RECOMENDACIONES

La implementación del secado parcial de la raíz parece ser una opción viable para la producción de tomate en zonas que presentan problemas de abastecimiento de agua, pues permite el mantenimiento del rendimiento y a la vez optimiza la utilización del recurso hídrico.

La continuación de estudios fisiológicos con el enfoque del presente estudio puede ayudar a entender los mecanismos subyacentes en el crecimiento de las plantas de tomate con secado parcial de la raíz y generar conocimiento que permita hacer modificaciones a los esquemas de riego convencionales, para optimizar el uso del agua en la agricultura.

## IX. LITERATURA CITADA

- Aziz A., Martín-Tanguy J. y Larher F. 1999. Salt stress-induced proline accumulation and changes in tyramine and polyamine levels are linked to ionic adjustment in tomato leaf discs. *Plant Science* **145**: 83-91
- Augé R.M. y Moore J.L. 2002. Stomatal response to non-hydraulic root-to-shoot communication of partial soil drying in relation to foliar dehydration tolerance. *Environmental and Experimental Botany* **47**: 217-229
- Bacon M., Wilkinson S. y Davies W.J. 1998. pH-regulated cell expansion is ABA-dependent. *Plant Physiology* **118**: 1507-1515
- Bacon M.A. 1999. The biochemical control of leaf expansion during drought. *Plant Growth Regulation* **29**:101-112
- Bacon M.A. 2004. Water use efficiency in plant biology. En: *Water use efficiency in plant biology* (ed. Mark A. Bacon). Blackwell Publishing Ltd., London, UK. pp. 1-26
- Bajji M., Lutts S. y Kinet J-M. 2001. Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions. *Plant Science* **160**: 669-681
- Bates L.S., Waldren R.P., y Teare I.D. 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant Soil* **39**: 205-207
- Boyer J.S. 1995. *Measuring the water status of plant and soils*. Academic Press, San Diego, USA. 178 p.
- Brown C.E., Pezeshki S.R. y DeLaune R.D. 2005. The effects of salinity and soil drying on nutrient uptake and growth of *Spartina alterniflora* in a simulated tidal system. *Environmental and Experimental Botany* **58**: 140-148
- Bremner, J. M. 1975. Total nitrogen. En: *Methods of soil analysis* (ed. C. A. Black) Part 2, Agronomy. American Society of Agronomy, Medison, Wisconsin. pp. 1149-1178
- Cantore V., Boari F. y Caliandro A. 2000. Effect of split-root-system water stress on physiological and morphological aspects of pepper (*Capsicum annuum* L.). *Acta Horticulturae* **537**: 321-328

- Chapin F. S. 1991. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. En: Response of plants to multiple stresses (eds. H.A. Mooney, W.E. Winner y E.J. Pell). Academic Press, Inc. United Kingdom. pp. 67-88
- Chaves M.M., Osório J. y Pereira J.S. 2004. Water use efficiency and photosynthesis. En: Water use efficiency in plant biology (ed. Mark A. Bacon). Blackwell Publishing Ltd., London, UK. pp. 42-74
- CNA. 2005. Estadísticas del agua en México. Comisión Nacional del Agua. México. pp. 23-34
- CNA. 2006. Estadísticas del agua en México, 2004. Comisión Nacional del Agua. México. pp. 23-111
- Comstock J.P. 2002. Hydraulic and chemical signaling in the control of stomatal conductance and transpiration. *Journal of Experimental Botany* **53**: 195-200
- Cornic G. y Massacci A. 1996. Leaf photosynthesis under drought stress. En: Photosynthesis and the environment (ed. Neil R. Baker). Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. pp. 347-366
- Davies W.J., Mansfield T.A. y Hetherington A.M. 1990. Sensing of soil water status and the regulation of plant growth and development. *Plant Cell and Environment* **13**: 709-719
- Davies W.J., Bacon M.A., Thompson D.S., Sobeih W. y Rodríguez L.G. 2000. Regulation of leaf and fruit growth in plants growing in drying soil: exploitation of the plants' chemical signaling system and hydraulic architecture to increase the efficiency of water use in agriculture. *Journal of Experimental Botany* **51**: 1617-1626
- Davies W.J., Wilkinson S. y Loveys B. 2002. Stomatal control by chemical signalling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture. *New Phytologist* **153**: 449-460
- De Souza C.R., Maroco J.P., Dos Santos T.P., Rodrigues M.L., Lopes C.M., Pereira J.S. y Chaves M.M. 2003. Partial rootzone drying: regulation of stomatal aperture and carbon assimilation in field-grown grapevines (*Vitis vinifera* cv. Moscatel). *Functional Plant Biology* **30**: 653-662
- De Souza C.R., Maroco J.P., Chaves M.M., Santos T., Rodrigues A.S., Lopes C., Rodríguez M.L. y Pereira J.S. 2004. Effects of partial root drying on the physiology and production of grapevines. *Acta Horticulture* **646**: 121-126

- Dorji K., Behboudian M.H. y Zegbe-Domínguez J.A. 2005. Water relations, growth, yield, and fruit quality of hot pepper under deficit irrigation and partial rootzone drying. *Scientia Horticulturae* **104**: 137-149
- Dos Santos T.P., Lopes C.M., Rodrigues M.L., De Souza C.R., Maroco J.P., Pereira J.S., Silva J.R. y Chaves M.M. 2003. Partial rootzone drying: effects on growth and fruit quality of field-grown grapevines (*Vitis vinifera*). *Functional Plant Biology* **30**: 663-671
- Düring H., Loveys B.R. y Dry P.R. 1996. Root signals affect water use efficiency and shoot growth. *Acta Horticulturae* **427**: 1-13
- Gómez P.A. y Camelo A.F.L. 2002. Calidad postcosecha de tomates almacenados en atmósferas controladas. *Horticultura Brasileira* **20**: 38-43
- Gómez C.M., Schwentesius R.R. y Merino S.A. 1992. El consumo de hortalizas en México. Reporte de investigación 07. CIESTAM, UACH. Texcoco, México. 48 p.
- Gowing D.J.G., Davies W.J., Trejo C.L. y Jones H.G. 1993. Xylem-transported chemical signals and the regulation of plant growth and physiology. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **341**: 41-47
- Guichard S., Bertin N., Leonardi C. y Gary C. 2001. Tomato fruit quality in relation to water and carbon fluxes. *Agronomie* **21**: 385-392
- Hetherington S.E., Smillie R.M. y Davies W.J. 1998. Photosynthetic activities of vegetative and fruiting tissues of tomato. *Journal of Experimental Botany* **49**: 1173-1181
- Ho L.C., Grange R.I. y Picken A.J. 1987. An analysis of the accumulation of water and dry matter in tomato fruit. *Plant, Cell and Environment* **10**: 157-162
- Ho L.C. y Adams P. 1994. The physiological basis for high fruit yield and susceptibility to calcium deficiency in tomato and cucumber. *J. Hortic. Sci.* **69**: 367-376
- INEGI. 1998. Informe de la Situación General en Materia de Equilibrio Ecológico y Protección al Ambiente, 1995-1996. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México. pp. 158-161
- Instruction manual. 1996. CS615 Water content reflectometer. Campbell Scientific, Inc. 9 p.
- Jones J.B., Wolf B. y Mills H.A. 1991. Plant analysis handbook: a practical sampling, preparation, analysis and interpretation guide. Macro-Micro Publishing Inc. USA.
- Jones H.G. 1992. Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University Press, Cambridge. 428 p.

- Jones H. 2004. What is water use efficiency? En: Water use efficiency in plant biology (ed. Mark A. Bacon). Blackwell Publishing Ltd., London, UK. pp. 27-41
- Kang S., Liang Z., Hu W. y Zhang J. 1998. Water use efficiency of controlled alternate irrigation on root-divided maize plants. *Agricultural Water Management* **38**: 69-76
- Kang S., Zhang L., Hu X., Li Z., y Jerie P. 2001. An improved water use efficiency for hot pepper grown under controlled alternate drip irrigation on partial roots. *Scientia Horticulturae* **89**: 257-267
- Kirda C., Cetin M., Dasgan Y., Topcu S., Kaman H., Ekici B., Derici M.R. y Ozguven A.I. 2004. Yield response of greenhouse grown tomato to partial root drying and conventional deficit irrigation. *Agricultural Water Management* **69**: 191-201
- Kuehl R.O. 2001. Diseño de experimentos. Principios estadísticos para el diseño y análisis de investigaciones. 2ª Edición. Thomson Matemáticas. 666 p.
- Loveys B.R., Dry P.R., Stoll M. y McCarthy M.G. 2000. Using plant physiology to improve the water use efficiency of horticultural crops. *Acta Horticulturae* **537**: 187-197
- Loveys B.R., Stoll M. y Davies W.J. 2004. Physiological approaches to enhance water use efficiency in agriculture: exploiting plant signalling in novel irrigation practice. En: Water use efficiency in plant biology (ed. Mark A. Bacon). Blackwell Publishing Ltd., London, UK. pp. 113-141
- Madhavi, D.L. y Salunkhe, D.K. 1998. Tomato. En: Handbook of vegetable science and technology: Production, Composition, Storage and Processing (eds. Salunkhe D.K., Kadam S.S. y Dekker M.) New York, pp. 171-201
- Marschner H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London.
- Mederski H.J. y Wilson J.H. 1960. Relation of soil moisture to ion absorption by corn plants. *Soil Sci. Soc. Amer.* **24**: 149-152
- Messiaen C.M. 1975. Las Hortalizas. Ed. Blume, México D.F. 455 p.
- Mingo D.M., Bacon M.A. y Davies W.J. 2003. Non-hydraulic regulation of fruit growth in tomato plants (*Lycopersicon esculentum* cv Solairo) growing in drying soil. *Journal of Experimental Botany* **54**: 1205-1212
- Mingo D.M., Theobald J.C., Bacon M.A., Davies W.J. y Dodd I.C. 2004. Biomass allocation in tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants grown under partial rootzone drying: enhancement of root growth. *Functional Plant Biology* **31**: 971-978

- Nobel P.S. 1999. Physicochemical and environmental plant physiology. 2a edición. Academic Press. USA. 474 p
- Nues F., Diez M.J., Pico B. y Cordova P.F. 1996. Catálogo de semillas de tomate. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria. Madrid, España. 177 p.
- Parchomchuk P., Tan C.S. y Berard R.G. 1997. Practical use of time domain reflectometry for monitoring soil water content in microirrigated orchards. HortTechnology 7: 17-22
- Pinzón-López, L.L. 1996. Comportamiento fisiológico del tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) en dos estaciones de crecimiento. Tesis de Maestría en Ciencias. Instituto de Recursos Genéticos y Productividad. Colegio de Postgraduados. Montecillos, México. 62 p.
- Pitman M.G. 1981. Ion uptake. En: The physiology and biochemistry of drought resistance in plants (eds. L.G. Paleg y D. Aspinall). Academic Press, Australia. pp. 71-96
- Pujos A. y Morard P. 1997. Effects of potassium deficiency on tomato growth and mineral nutrition at the early production stage. Plant and Soil 189: 189-196
- Pulupol L.U., Behboudian M.H. y Fisher K.J. 1996. Growth, yield and postharvest attributes of glasshouse tomatoes produced under water deficit. HortScience 31: 926-929
- Sauter A., Davies W.J. y Hartung W. 2001. The long-distance abscisic acid signal in the droughted plant: the fate of the hormone on its way from root to shoot. Journal of Experimental Botany 52: 1991-1997
- Savić S., Stikić R., Savić D., Jovanović Z., Prokić Lj., Srdić M. y Zdravković J. 2006. The effect of partial root drying on growth and ions content and distribution on tomato. Acta Horticulturae 700: 79-82
- Shackel K.A., Matthews M.A. y Morrison J.C. 1987. Dynamic relation between expansion and cellular turgor in growing grape (*Vitis vinifera* L.) leaves. Plant Physiology 84: 1166-1171
- Shuman L.M. 1994. Mineral nutrition. En: Plant-environment interactions (ed. R.E. Wilkinson). Marcel Dekker Inc. USA. pp. 149-182
- Solomon A.M. y Cramer W. 1993. Biospheric implications of Global Environmental Change. En A.M. Solomon y H.H. Shugart (Eds.) Vegetation dynamics and Global Change, pp. 25-52 London, UK: Chapman & Hall.
- Sobeih W.Y., Dodd I.C., Bacon M.A., Grierson D. y Davies W.J. 2004. Long-distance signals regulating stomatal conductance and leaf growth in tomato (*Lycopersicon*

- esculentum*) plants subjected to partial root-zone drying. *Journal of Experimental Botany* **55**: 2353-2363
- Steiner A.A. (1961). A universal method for preparing nutrient solutions of a certain desired composition. *Plant Soil* **15**:134-154.
- Stikic R., Popovic S., Srdic M., Savic D., Jovanovic Z., Prokic L. y Zdravkovic J. 2003. Partial root drying (PRD): a new technique for growing plants that saves water and improves the quality of fruit. *Bulg. J. Plant Physiol. Special Issue*: 164-171
- Stoll M., Loveys B. y Dry P. 2000. Hormonal changes induced by partial rootzone drying of irrigated grapevine. *Journal of Experimental Botany* **51**: 1627-1634
- Tando K.S., Baldwin E.A., Scott J.W. y Shewfelt R.L. 2003. Linking sensory descriptors to volatile and non-volatile components of fresh tomato flavor. *Journal of Food Science* **68**: 2366-2371
- Thybo A.K., Edelenbos M., Christensen L.P., Sørensen J.N. y Thorup-Kristensen K. 2006. Effect of organic growing systems on sensory quality and chemical composition of tomatoes. *Swiss Society of Food Science and Technology* **39**: 835-843
- Trejo C.L., Davies W.J. y Ruiz L.M.P. 1993. Sensitivity of stomata to abscisic acid an effect of the mesophyll. *Plant Physiology* **102**: 497-502
- Viets F.G. 1972. Water deficits and nutrient availability. En: *Water deficits and plant growth* (ed. T.T. Kozlowski). Academic Press, New York, USA. pp. 217-240
- Wakrim R., Wahbi S., Tahi H., Aganchich B. y Serraj R. 2005. Comparative effects of partial root drying (PRD) and regulated deficit irrigation (RDI) on water relations and water use efficiency in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agriculture, Ecosystems and Environment* **106**: 275-287
- Wilkinson S. y Davies W.J. 1997. Xylem sap pH increase: a drought signal received at the apoplastic face of the guard cell which involves the suppression of saturable ABA uptake by the epidermal symplast. *Plant Physiology* **113**: 559-573
- Wilkinson S., Corlett J.E., Oger L. y Davies W.J. 1998. Effects of xylem pH on transpiration from wild-type and *flacca* tomato leaves: a vital role for abscisic acid in preventing excessive water loss even from well-watered plants. *Plant Physiology* **117**: 703-709
- Wilkinson S. 2004. Water use efficiency and chemical signalling. En: *Water use efficiency in plant biology* (ed. Mark A. Bacon). Blackwell Publishing Ltd., London, UK. pp. 75-112



Zegbe-Domínguez J.A., Behboudian M.H., Lang A. y Clothier B.E. 2003. Deficit irrigation and partial rootzone drying maintain fruit dry mass and enhance fruit quality in 'Petopride' processing tomato (*Lycopersicon esculentum*, Mill.). *Scientia Horticulturae* **98**: 505-510

Zhang J. y Yang J. 2004. Crop yield and water use efficiency: a case study in rice. En: *Water use efficiency in plant biology* (ed. Mark A. Bacon). Blackwell Publishing Ltd., London, UK. pp. 198-227