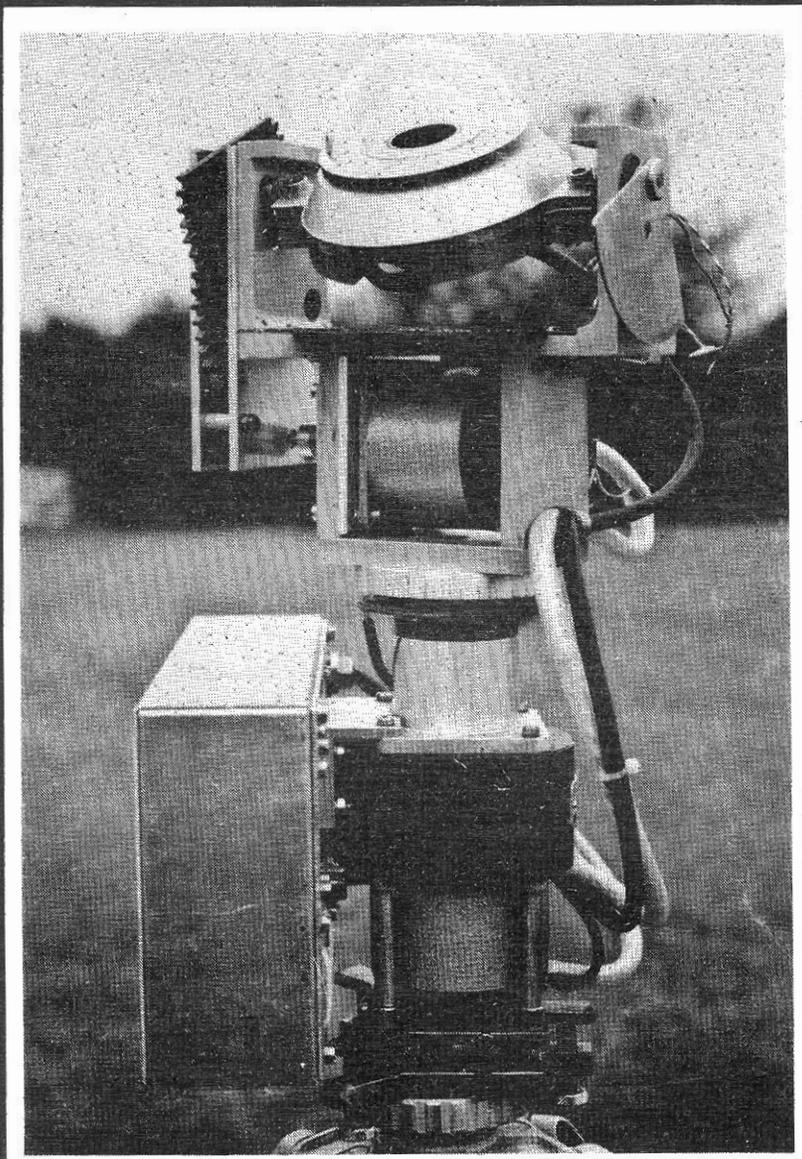


# AVANCES SOBRE LA INVESTIGACION EN BIOCLIMATOLOGIA



CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTIFICAS

---

## REGIMEN HIDRICO Y PRODUCCION EN DIVERSOS TIPOS DE VEGETACION

A. BLANCO DE PABLOS

(con la colaboración técnica de A. RINCON)

Centro de Edafología y Biología Aplicada de Salamanca del C.S.I.C.

### RESUMEN:

En este trabajo se plantea la problemática de la alimentación hídrica de varias plantas y su influencia en la producción. Con este fin se han determinado las diferentes resistencias que encuentra el flujo de agua desde el suelo a la atmósfera, así como el estado del agua, dado por su potencial hídrico.

Especial atención se ha dedicado a la resistencia estomática como factor principal de la regulación de la transpiración y, como consecuencia, de la economía hídrica de la planta. En este sentido hay que destacar el diferente comportamiento de los vegetales estudiados especialmente el de la encina.

De los resultados obtenidos hay que destacar los diferentes valores de la resistencia estomática mínima, así como el tiempo de permanencia en el mínimo.

### SUMMARY:

This paper presents some problems concerning water consumption by plants, and its influence upon crop production. Paper describes some of the resistances the water meets on its flow from the soil to the atmosphere.

Special attention was given to stomatal resistance which is the most important factor in regulating water transpiration and economy in the plant. It is worth to remark the differences among the behaviors of the plants specially that of the "Quercus ilex", the values of minimum stomatal resistance and the continuity of the resistance on that minimum.

### INTRODUCCION

La biosfera se caracteriza por un elevadísimo número de organismos vivos. Considerando solamente las plantas superiores se conocen más de trescientas mil especies, pero el número de grandes biomasas tales como bosques, praderas, etc., es reducido, según lo atestiguan los diversos paisajes.

La formación de estos tipos de vegetación se basa en la diferente forma de equilibrar o economizar la energía y materia disponible. En el curso de su evolución las plantas han influido sobre su propia capacidad de utilizar la energía, el agua y los elementos disponibles en el medio. Como resultado observamos diferencias de estructuras y de funcionamiento, por ejemplo entre una planta anual y un bosque.

El objetivo principal de este trabajo es estudiar los diferentes regímenes hídricos en varios tipos de vegetación, su influencia en la producción y su resistencia y adaptación a las condiciones hídricas desfavorables.

Los intercambios de  $\text{CO}_2$  y de agua entre la vegetación y la atmósfera se efectúan siguiendo trayectos en parte comunes, por lo que toda regulación sobre las pérdidas en agua por el vegetal influye en la absorción de  $\text{CO}_2$  y por tanto en la fotosíntesis. Para el vegetal es esencial encontrar un equilibrio entre un nivel elevado de cambios gaseosos y un estado hídrico compatible con el mejor funcionamiento interno de las células.

En una vegetación suficientemente densa, el agua fluye del suelo hacia la atmósfera esencialmente a través de la planta que constituye un sistema de circulación privilegiado. Es clásico ya considerar la circulación del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera como un proceso en cadena regido por la relación fundamental:

$$\phi \text{ (flujo)} = \Psi \text{ (diferencia de potencial hídrico) / R (resistencia)} \quad (a)$$

Cuando la cantidad de agua en la planta no varía, la resistencia que controla el proceso en cadena es la que existe a nivel de la interfase planta-atmósfera. Esta se divide en dos resistencias colocadas en serie, una a la difusión de vapor de agua a través de la epidermis del vegetal ( $R_E$ ) y otra a la difusión molecular y turbulenta en las proximidades de la hoja llamada aerodinámica ( $R_a$ ).

La resistencia  $R_E$  es extremadamente variable durante el día y la estación, muy sensible a la acción de factores externos, como la radiación solar, y de factores internos como el estado hídrico del vegetal. La acción simultánea de estos dos factores permite, en la mayoría de los casos, explicar la evolución diurna de esta resistencia.

Es muy frecuente, sin embargo, observar variaciones importantes del conte-

nido en agua de los órganos vegetales y fundamentalmente en las hojas a lo largo en un día. Ello significa que el flujo de entrada en el vegetal es insuficiente para compensar el flujo de salida, debido a la resistencia que se opone a la circulación del agua entre el suelo y la planta y de forma más global entre el suelo y las hojas. Esta resistencia es muy compleja ya que se produce en medios y por procesos físicos sucesivos diferentes: conducción del suelo a la planta, conducción hasta el endodermo, difusión a través del mismo, conducción para el proceso de vascularización y difusión en las células.

La planta además de jugar el papel de conductor entre el suelo y la atmósfera es el reservorio (capacitancia en el simil eléctrico) de agua que contribuye, positiva o negativamente, al flujo de agua que circula entre ambos. La variación de la cantidad de agua del reservorio produce un cambio del estado energético del agua y consecuentemente de su poder disolvente. Esto perturba las reacciones bioquímicas y, por consiguiente, las funciones fisiológicas esenciales, tales como el movimiento estomático, la fotosíntesis, el crecimiento etc. El parámetro que mejor caracteriza el estado hídrico del vegetal es el potencial hídrico, pues su medida constituye un índice del estado energético del agua.

#### MATERIAL Y METODOS

Los tres parámetros esenciales para el estudio de la circulación del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera son: El potencial hídrico, la resistencia a la circulación y el flujo de agua. Para estudiar experimentalmente este sistema es necesario poner a punto métodos adaptados a los parámetros, al vegetal y a las condiciones generales de utilización.

Para medir el potencial hídrico se utilizan dos métodos, uno mecánico y otro electrónico. En condiciones de trabajo sobre el terreno se emplea la técnica propuesta por SCHOLANDER et al. (1965) modificada por el fabricante. Consiste en someter a la hoja cortada del vegetal instantes antes, a la presión de aire comprimido en una cámara especial, aumentando la presión lentamente hasta el valor en que la savia comienza a fluir por la sección practicada en la hoja. Este valor de presión corresponde a la presión hidrostática que exis

te en la hoja en el momento de cortarla. El potencial hídrico en el vegetal es igual a la suma de la tensión hidrostática y del potencial osmótico de la savia bruta. El término hidrostático es generalmente muy elevado con respecto al término osmótico, por lo que este último se desprecia y la presión observada se considera igual al potencial hídrico.

Las leyes generales de termodinámica muestran que hay una relación entre el potencial hídrico de un sistema y la tensión de vapor en equilibrio con el mismo. El método electrónico consiste en psicrómetros termoelectrónicos que se basan en la medida de la tensión de vapor en equilibrio con la muestra a estudiar. El potencial de agua en la hoja, que es el método más utilizado para medir el estado de agua en las plantas, depende no solo del estado del agua en otras partes del sistema, (suelo, particularmente) sino también de la demanda de evaporación y de la resistencia estemática, (JARVIS, 1975).

La resistencia a la difusión del vapor de agua a través de la epidermis se ha medido con un porómetro de difusión (MONTEITH and BULL, 1970). El aparato consta de una pinza en la que existe una cámara con un sensor de humedad. Conocida la humedad del aire que contiene la cámara al hacerlo pasar por un desecador, se cuenta el tiempo que transcurre desde que se aprisiona la hoja hasta que la humedad de la cámara, (por transpiración de la hoja) alcanza un determinado valor. Previamente el aparato debe calibrarse con papel de filtro y placas más o menos porosas.

La resistencia aerodinámica,  $R_a$ , se obtiene a partir de la expresión dada por LANDSBER (1973):

$$R_a = 58 \sigma \cdot 0.56 \left( \frac{d}{u} \right)^{0.5}$$

donde:  $d$  es la superficie media de las hojas expresada en  $m^2$ ,  $\sigma$  es la densidad foliar y  $u$  la velocidad del viento en  $m \cdot s^{-1}$ .

La medida del flujo de agua en la planta se basa en la medida de la velocidad de circulación de la savia bruta, para ello se calienta la planta en un punto determinado y se cuenta el tiempo transcurrido en su propagación en una distancia.

## RESULTADOS EXPERIMENTALES

El problema general de la circulación del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera ha sido abordado en varias especies, pero esencialmente hemos trabajado sobre maíz, girasol, manzanos y encinas, plantas que se prestan bien a la medida simultánea de potenciales, flujos y resistencias. El girasol está especialmente estudiado por BERGER, 1969, 1973, 1975, nosotros hemos hecho especial énfasis en el maíz del que presentamos datos experimentales relativos a la resistencia de la planta  $R_P$ , a la interfase suelo-planta  $R_{SP}$  y a la interfase planta atmósfera ( $R_E$  y  $R_a$ ). Comenzamos por exponer el estudio realizado para conocer la resistencia de la planta a la circulación del agua por su interior, para lo que es necesario eliminar las resistencias en el suelo y en la interfase suelo-planta. La forma más sencilla de lograrlo es trabajar con plantas cultivadas en medio líquido.

El proceso está regido por la expresión general de la circulación del agua (a), pero en este caso se transforma en  $\phi = \frac{\psi_p - \psi_o}{R_P}$  o si se prefiere en:  $\psi_p = R_P \cdot \phi - \psi_o$  (b)

donde:  $R_P$  = resistencia en la planta,  $\psi_p$  y  $\psi_o$  = Potenciales en la planta y en la solución nutritiva respectivamente y  $\phi$  = flujo de agua en la planta.

Considerando constantes  $\psi_o$  y  $R_P$  la relación (b) es la ecuación de una recta de ordenada en el origen  $\psi_o$  y de pendiente  $R_P$ .

Los resultados de medidas simultáneas de  $\psi_p$  y  $\phi$  realizados cada media hora figuran en la figura 1 (a). Los puntos obtenidos se ajustan a una recta de ordenada en el origen - 1.20 y de pendiente 0.14 con coeficiente de correlación de 0.96. Se observa que los puntos obtenidos por la mañana se ajustan a una recta y los de la tarde a otra que, aunque bastante próximas, difieren en la pendiente, menor por la mañana que por la tarde.

Esto hace suponer que la resistencia en la planta ha aumentado a lo largo del día aunque ligeramente, por lo que la relación (b) puede aplicarse a plantas en solución nutritiva.

Para estudiar la resistencia del sistema suelo planta ( $R_s + p$ ) partimos de un cultivo de maíz en un suelo con  $\psi_o$  de aproximadamente -2 bares. Los resultados obtenidos se representan en la figura 1 (b). Se observa que son mu

cho más dispersos que en el caso precedente, pero su distribución no es al azar, sino que corresponde a un fuerte efecto de histéresis. La fase final obtenida con los resultados de las mañanas tiene una pendiente próxima a la observada con la planta cultivada en agua. Ello nos lleva a pensar que en suelo húmedo la resistencia del sistema suelo-planta corresponde casi totalmente a la planta. Por la tarde la relación lineal sigue existiendo, pero con pendiente mucho más elevada (0.34). Este aumento de la resistencia suelo-planta puede atribuirse a la puesta en juego de otra resistencia a nivel de las raíces, debido a la insuficiente conductividad hídrica del suelo que limita la alimentación de las zonas en contacto con las raíces. Se ha comprobado que cuando el flujo en la planta sobrepasa el valor de  $20 \cdot 10^{-3} \text{ cm}^3 \cdot \text{s}^{-1}$  la demanda de agua por las raíces es superior a la capacidad de aporte de agua por el suelo. Realizada la misma experiencia con suelos más secos:  $\psi_0 = 5$  bares,  $\psi_0 = -7$  bares y  $\psi_0 = -9$  bares, se obtienen resultados similares a los casos precedentes pero con valores de pendientes crecientes por la tarde a medida que el suelo es más seco, llegando a obtenerse para  $\psi_0 = -9$  bares un valor de  $R_{S+P} = 0.75$ , figura 1 (c, d, e).

El estudio en el tiempo de la evolución de la  $R_{S+P}$  durante la desecación del perfil, nos lleva a generalizar que ella permanece pequeña y poco sensible al estado hídrico del suelo por la mañana, mientras que aumenta y es muy sensible al potencial hídrico del suelo por la tarde.

Estos resultados muestran la gran importancia de la resistencia en la interfase suelo-planta para la circulación del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera en particular por la tarde. La alimentación hídrica de la planta depende fundamentalmente de esta resistencia, que, a su vez, es función de las propiedades físicas del suelo y de las posibilidades de enraizamiento del vegetal.

Las pérdidas en agua del vegetal son controladas por los estomas que, al abrirse o cerrarse, ofrecen menor o mayor resistencia a la difusión del vapor de agua a través de la epidermis,  $R_E$ . Esta resistencia la hemos medido en varios vegetales, pero fundamentalmente en maíz, girasol, manzanos y encinas. Las medidas se realizaron varios días durante el período de crecimiento a intervalos de una hora. De esta forma hemos podido detectar la influencia de la sequía, proceso natural en verano, sobre la resistencia estomática, así como la radiación solar global a lo largo del día. Así hemos podido observar nítidamente en cada vegetal cuando es la escasez de radiación

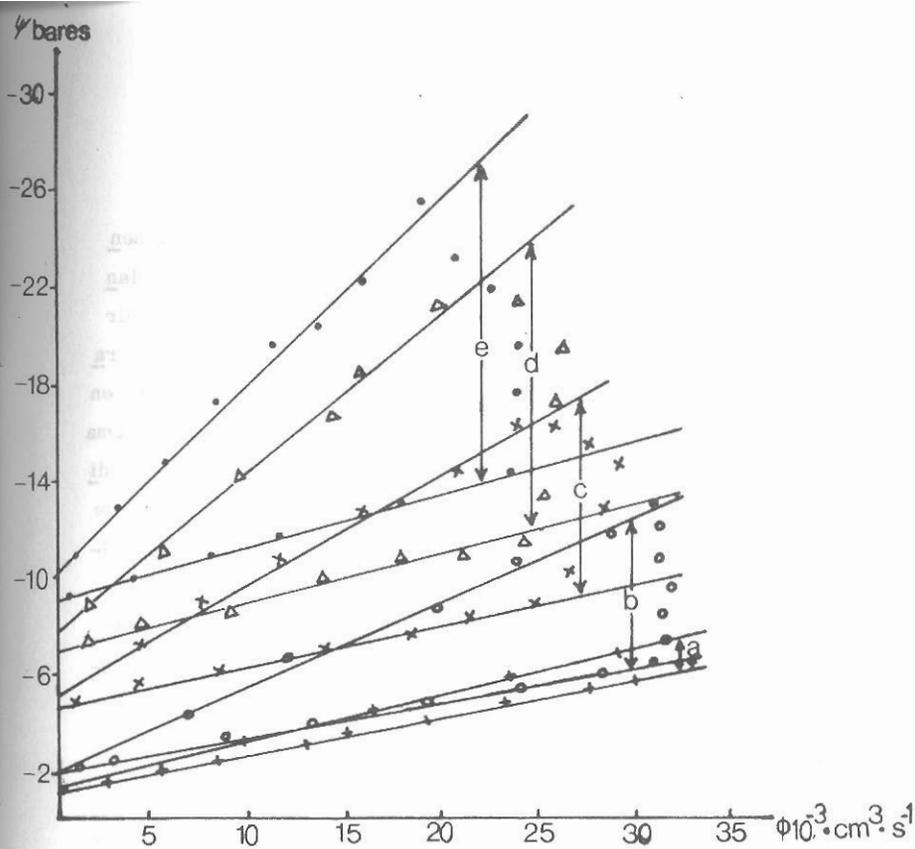


Fig. 1. Rectas de regresión entre el potencial hídrico de las hojas y el flujo. En los pares de rectas: a, b, c, d, e la mayor pendiente corresponde a la tarde.

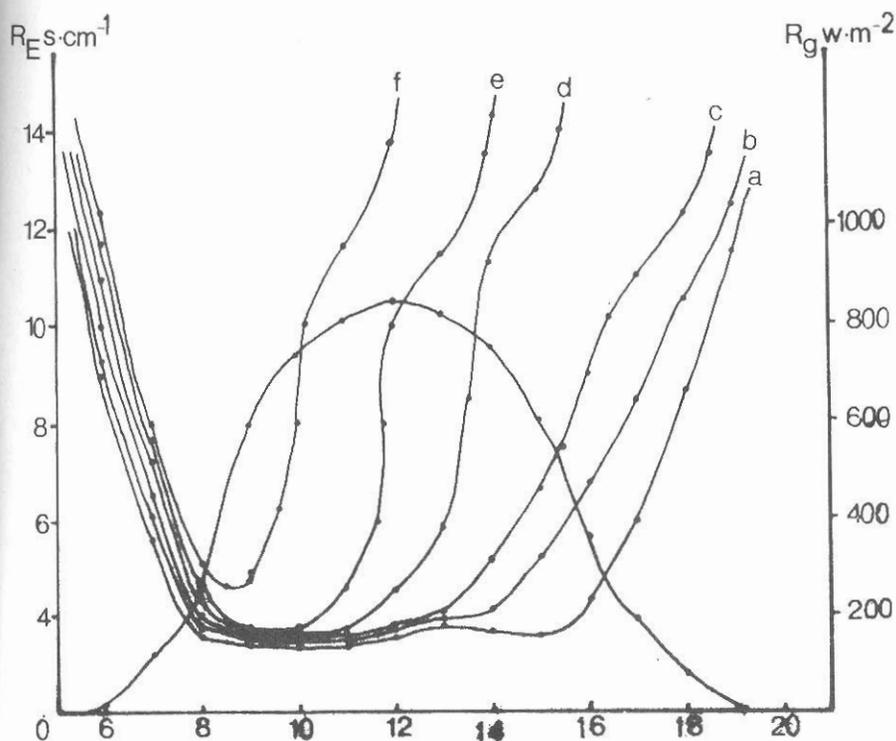


Fig. 2. Evolución de la resistencia estomática,  $R_E$ , del amanecer a lo largo de un día soleado, para suelo a capacidad de campo (a) hasta 174 de la misma (f).

solar la causante de una elevada resistencia y cuando lo es la mala alimentación hídrica. Podemos establecer de forma general, para todas las plantas estudiadas, que  $R_E$  es alta las primeras horas del día para disminuir rápidamente hasta  $3 \text{ s. cm}^{-1}$  y en alguna hasta  $1 \text{ s. cm}^{-1}$  para valores de radiación global de  $250 \text{ W. m}^{-2}$  alcanzadas alrededor de las 8 de la mañana en verano; por la tarde la  $R_E$  aumenta a partir de las 18 horas, pero de forma más lenta que la disminución observada por la mañana, ver figura 2. A medida que la disponibilidad de agua en el suelo disminuye durante el período de crecimiento la curva de  $R_E$  en función de las horas del día cambia gradualmente su forma: siempre se observa la disminución rápida de la mañana, pero en vez de mantenerse en el mínimo durante la mayor parte del día, como sucede cuando la alimentación hídrica es óptima, la  $R_E$  comienza a aumentar más anticipadamente cuanto mayor es la sequía. De tal forma que, en los casos extremos de ésta, la  $R_E$  inicia su aumento antes de alcanzar el valor mínimo, sobre las 8 horas del día.

En la figura 3 representamos la relación que existe entre la  $R_E$  y la radiación global  $R_g$  para varias plantas en fase de buena alimentación hídrica. A medida que  $R_g$  aumenta por la mañana la  $R_E$  disminuye para los cuatro tipos de vegetación estudiados, estabilizándose durante las horas centrales del día cuando se alcanzan valores de  $R_g$  entre 250 y  $400 \text{ Wm}^{-2}$ . Los valores de  $R_E$  mínima son diferentes para cada tipo de vegetación estudiado, oscilando entre un mínimo de  $1 \text{ s. cm}^{-1}$  para el girasol y de  $5 \text{ s. cm}^{-1}$  para la encina que son los que aparecen en la figura; para el maíz y el manzano los valores de  $R_E$  mínima son muy semejantes y próximos a  $3 \text{ s. cm}^{-1}$ . En la figura 3 también puede apreciarse netamente el efecto de histéresis, de tal forma que los valores de  $R_E$  son más elevados por la tarde que por la mañana para los mismos valores de  $R_g$ . La parte de cada curva obtenida por la mañana está representada con trazos discontinuos y la parte obtenida por la tarde con trazos continuos. El área de las curvas de histéresis obtenida para maíz y manzanos es muy semejante entre sí y algo más pequeña que la de girasol aunque con valores mínimos más altos, próximos a  $3 \text{ s. cm}^{-1}$ . Este efecto de histéresis es debido a la existencia de una gran diferencia en el estado hídrico de la planta durante las horas de la mañana y de la tarde, como causa de un fuerte desequilibrio entre el agua transpirada y el caudal transportado por el sistema radicular. El estudio de la influencia de la  $R_g$

en la  $R_E$  nos lleva a concluir que la radiación global no es factor limitante en nuestro clima mediterráneo, excepto en las primeras y últimas horas del día. No sucede lo mismo, durante largos períodos, con la disponibilidad de agua en condiciones naturales. Para estudiar la influencia de las limitaciones hídricas sobre la  $R_E$  los experimentos han de realizarse en condiciones de  $R_g$  no limitantes. Esto puede suceder en verano de las 9 de la mañana en adelante y en todo caso una vez superados los 250 a 300  $W_m^{-2}$ .

En la figura 4 se representa la  $R_E$  en función del potencial de agua en la planta  $\psi$ ; se observa que  $R_E$  no se ve afectada por el estado hídrico de la planta hasta valores del potencial hídrico diferentes para cada tipo de planta. Así para la encina la resistencia se mantiene constante ( $5 \text{ s. cm}^{-1}$ ) hasta -20 bares, pero a partir de este potencial el aumento de la resistencia estomática es notable, para hacerse brusco sobre los -28 bares. Este umbral de cambio brusco de la resistencia estomática al aumentar el potencial hídrico en valor absoluto, existe para todas las plantas estudiadas, pero con valores muy diferentes. Así encontramos que para el manzano el umbral puede situarse sobre los -18 bares, para el maíz sobre los -16 bares y para el girasol sobre los -13 bares. Estos valores, son similares a los encontrados por otros autores que dan: TURNER (1974) -17 para el maíz, -20 para el sorgo y -13 bares para el tabaco, KANEMASU (1969) -12 bares para la judía y BERGER (1977) -12 bares para el maíz y -25 bares para la encina.

La diferencia entre estos umbrales de potencial en las plantas estudiadas es claro, especialmente entre la encina y el girasol. Ello no deja de ser extraño tratándose de dos tipos de plantas con fama de resistir bien la sequía. El sistema radicular del girasol es potente lo que permite explorar un elevado volumen de suelo y con su excelente sistema de cierre de estomas resistir las horas centrales del día. Si la sequía continúa muy severa durante el verano, las horas que el girasol mantiene los estomas cerrados aumentan hasta poder llegar al dilema de morir de hambre o de sed, con la consiguiente disminución en la producción.

La encina, con un sistema radicular más potente aún, limita siempre la pérdida de agua por transpiración ya que su resistencia mínima es más elevada

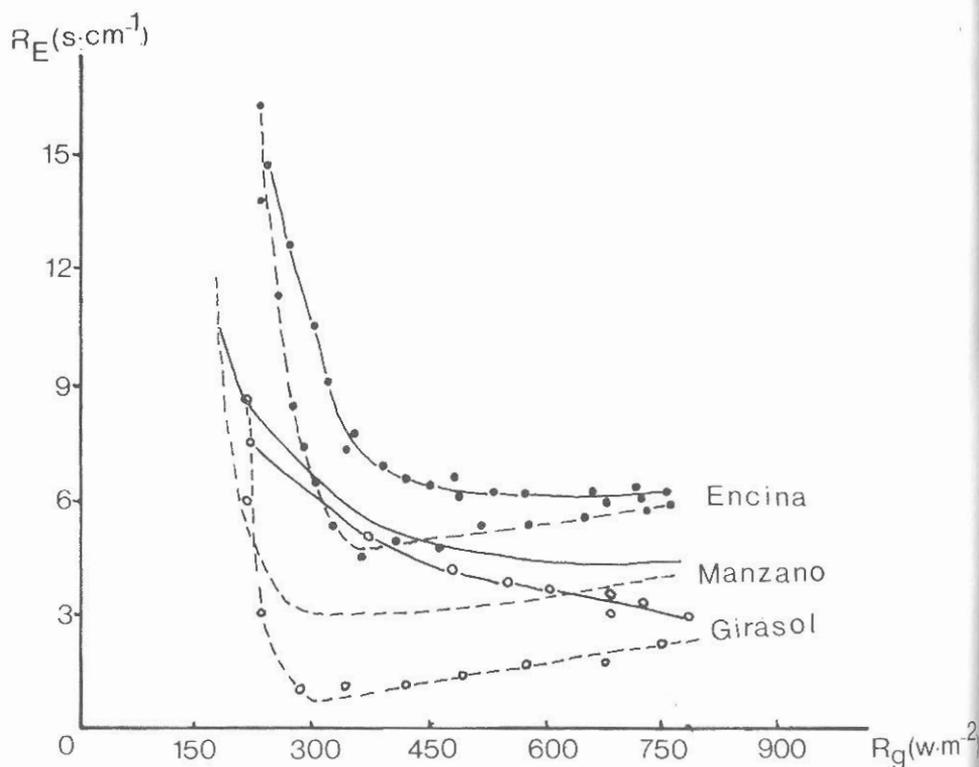


Fig. 3. Hístéresis de  $R_E$  en función de  $R_g$ , entre los valores de la mañana y de la tarde.

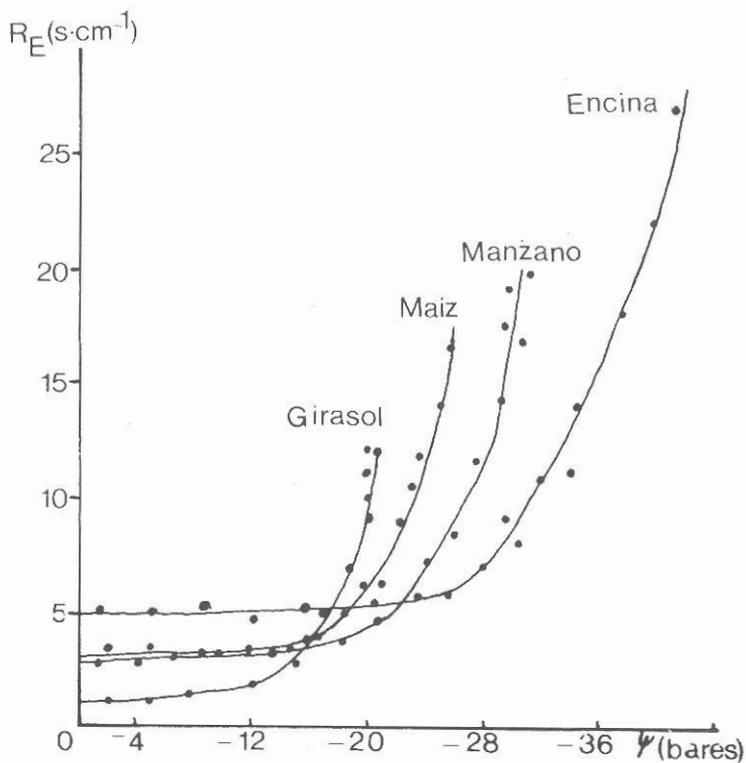


Fig. 4. Valores mínimos de  $R_E$  para las plantas estudiadas y su evolución en función del potencial hídrico de la planta

que en el caso del girasol ( $5 \text{ s. cm}^{-1}$  frente a  $1 \text{ s. cm}^{-1}$ ). Esto tiene como consecuencia la menor producción de la encina en buenas condiciones hídricas, pero si estas empeoran la encina mantiene sus estomas abiertos mientras que el girasol los ha tenido que cerrar para no desecarse. En casos extremos de sequía la encina resiste sin morir, porque su transpiración cuticular es mínima mientras que el girasol se deseca por transpiración cuticular, aún manteniendo siempre los estomas cerrados.

Es conocido que el potencial hídrico de una planta en condiciones naturales está regido por el clima, por ello hemos profundizado en el conocimiento del comportamiento de una planta que ocupa grandes extensiones en el clima mediterráneo, la encina (*Quercus ilex*).

Para conocer las limitaciones hídricas de la encina a lo largo de un año se han realizado medidas de la resistencia estomática, del potencial hídrico, de la radiación solar y de la temperatura del aire y hojas en las cuatro estaciones del año.

Los experimentos realizados en días soleados del mes de enero muestran que la causa, por otro lado evidente, de la elevada resistencia estomática en la encina es la radiación solar al ser escasas las horas que se alcanzan los  $200$  a  $300 \text{ Wm}^{-2}$  necesarios para que la  $R_g$  deje de ser factor limitante. En este período puede afirmarse que la escasa producción que existe es función lineal de la radiación solar. La baja temperatura limita también, aunque en menor medida, la fotosíntesis ya que en las horas de máxima intensidad luminosa la temperatura alcanza valores próximos a los  $10^\circ\text{C}$ . Precisamente este valor es el extremo inferior del intervalo de temperaturas considerado como no influyente en la producción ( $10$  a  $30^\circ\text{C}$ ) y particularmente en la  $R_E$ , WARRIT et al. (1980).

La resistencia mínima se mantiene por encima de los  $7 \text{ s. cm}^{-1}$  y el tiempo que permanece, casi constante, en el mínimo es escasamente de 2 horas.

El comportamiento del potencial hídrico en este período del año presenta pocas variaciones debido fundamentalmente a la escasa pérdida de agua por transpiración. En las primeras horas de la mañana es mayor que algunas horas después, posiblemente por la escasa movilidad de la savia. En las horas centrales del día aumenta levemente.

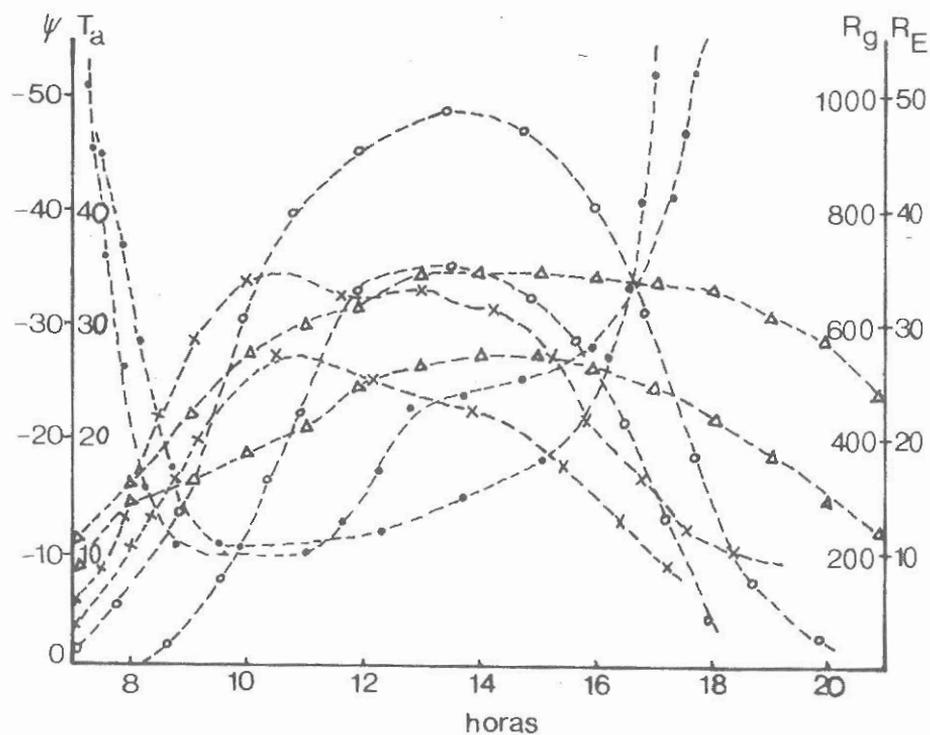
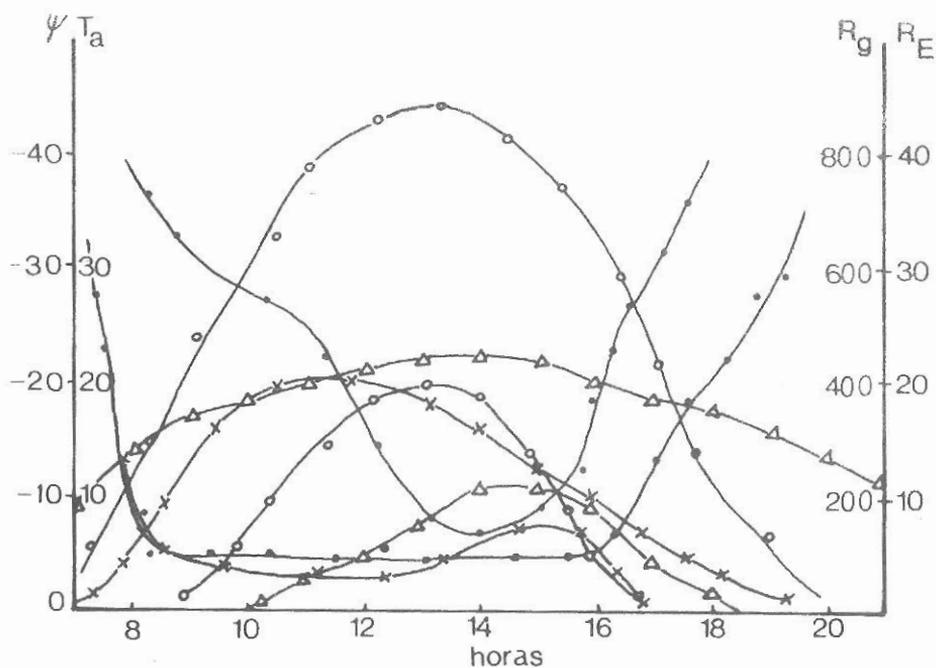


Fig. 5. Evolución diaria de  $R_E$  ( $\bullet$ ),  $\Psi$  ( $\times$ ),  $R_g$  ( $\circ$ ) y  $T_a$  ( $\Delta$ ) en invierno y primavera (trazos continuos) y en verano y otoño (trazos discontinuos).

Los resultados obtenidos en el mes de mayo se representan en la figura 5. La resistencia es mínima durante un largo período del día, concretamente entre las 8 y 18 h., con valores próximos a los  $5 \text{ s.cm}^{-1}$ ; es decir, en mayo la encina mantiene sus estomas abiertos al máximo más de 8 h. El potencial hídrico alcanza sus valores máximos, aproximadamente -23 bares, sobre las 10 de la mañana; se mantiene casi constante hasta las dos de la tarde y después disminuye muy lentamente hasta los valores mínimos de -5 bares. Estos valores de potencial hídrico, relativamente alto durante las horas centrales del día, parece que no provocan aumento de la resistencia estomática, por consiguiente el intercambio gaseoso de  $\text{CO}_2$  y vapor de agua se ve favorecido y por tanto existen las condiciones para una excelente producción.

Durante los meses de verano la resistencia mínima es más elevada, posiblemente por envejecimiento de las hojas; al mismo tiempo su persistencia en el mínimo disminuye por acción del elevado potencial. En la figura 5 representamos la media de los días soleados del mes de julio, observándose que la  $R_E$  mínima no desciende de  $11 \text{ s.cm}^{-1}$  durante las primeras horas del día, comenzando a aumentar a partir de las 9 a 10 h. para alcanzar de 25 a 30  $\text{s.cm}^{-1}$  a las 14 h. y más de  $60 \text{ s.cm}^{-1}$  después de las 17 h.

El potencial hídrico también mantiene el mínimo más alto que en los otros períodos. Por la noche se mantiene próximo a -10 bares aumentando rápidamente al hacerlo la radiación solar. Entre las 9 y 10 h. de la mañana supera los -25 bares, para mantenerse próximo a los -30 bares hasta casi el final de la tarde. Los resultados muestran que el umbral de potencial a partir del cual los estomas de la encina se cierran parcialmente, con el consiguiente aumento de la  $R_E$ , es entre -25 y -30 bares. Para la encina en período de verano las horas de resistencia mínima se reducen pues a las primeras horas de la mañana, (de 3 a 4 horas) y por consiguiente la producción se ve seriamente afectada por limitaciones hídricas.

La resistencia cuticular es de 200 a  $300 \text{ s.cm}^{-1}$  y la transpiración en estas condiciones no alcanza el valor de  $0.02 \text{ mm. m}^{-2}$ . Este dato está de acuerdo con LACHER (1977) que da una transpiración de 0.5% de la evaporación en agua libre. El período de otoño es el más variable en cuanto a alimentación hídrica. Si en lo referente a radiación es muy similar a la primavera, y por

tanto escasamente limitante, se diferencia claramente de ella en que durante el período primero (cuando  $R_g$  no es factor limitante) existe elevado déficit hídrico un alto porcentaje de años como consecuencia de la salida del verano. Por otro lado, aun suponiendo la existencia de lluvias, el envejecimiento sufrido por las hojas en el período estival contribuye a elevar la resistencia estomática y como consecuencia de ambos efectos la producción es escasa.

Durante la exposición del trabajo hemos eludido dar datos de la resistencia,  $R_a$ , ya que a partir de una velocidad del viento de  $2 \text{ m. s}^{-1}$  los valores que se obtienen son de  $0.2 \text{ s. cm}^{-1}$  factor muy pequeño en comparación de la resistencia a la difusión que ofrecen los estomas.

### CONCLUSIONES

En un suelo con humedad próxima a la capacidad de campo la resistencia del sistema suelo-planta es atribuible, casi exclusivamente, a la planta. No obstante, si la demanda climática de transpiración es elevada, aunque sin alcanzar valores que provoquen el cierre de los estomas, puede ponerse en juego otra resistencia que denominamos rizosférica. Esta resistencia se manifiesta si el flujo de agua es muy elevado, pues las inmediaciones de las raíces encuentran dificultades para suministrar agua a tanta velocidad. La resistencia será tanto más pequeña cuanto más desarrollado esté el sistema radicular.

La resistencia estomática mínima ( $R_{Em}$ ) para las plantas estudiadas, varía entre  $1$  y  $5 \text{ s. cm}^{-1}$  y se obtiene durante las primeras horas de la mañana para los días soleados de primavera y verano, con valores y tiempos de permanencia en el mínimo muy diferentes para cada planta.

Para todas las plantas se observa histéresis entre los valores obtenidos por la mañana y por la tarde al representar  $R_E$  en función de  $R_g$ , aunque los caminos recorridos son muy diferentes.

Los umbrales de potencial hídrico que hacen aumentar rápidamente la resistencia estomática varían de  $-12$  bares para el girasol a  $-28$  bares para la encina.

Una vez sobrepasados los umbrales de potencial y por tanto con los estomas cerrados, existe transpiración en el girasol. Ello nos autoriza a afirmar que, si bien en el girasol la regulación estomática es rápida, es poco eficaz por existir elevada transpiración cuticular. Por el contrario, en el maíz y manzano es reducida y en la encina casi inexistente. Esta última puede permitirse mantener sus estomas más tiempo abiertos y seguir produciendo, en la seguridad de que si la sequía es muy persistente la supervivencia no se verá comprometida, al lograr una transpiración cuticular prácticamente nula. No obstante, del estudio realizado para la encina, a lo largo de un ciclo vegetativo completo, se observa que la época más favorable para la producción es la primavera.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- BERGER, A. (1973). In Réponse des plantes aux facteurs climatiques. Actas du colloque d Uppsala. Paris UNESCO, Ecologie et Conservation, 5, 201-211.
- BLANCO DE PABLOS, A. (1976). Microclima e intercambio diario de agua y energía en una plantación de manzanos. Trabajos compostelanos de Biología. 6, P. 225-263.
- JARVIS, P.G. 1975. Water transfer in plants In "Heat and Mass Transfer in the Biosphere".
- (D. A. de Wries and N. H. Afgan, eds.) Part I, pp.270-294. Scripta BOOK Co. Washington, D.C.).
- KANEMASU, E.T. and TANNER, C.B. (1969). Plant. Physiol., 44, 1542-1547.
- LACHER, W. (1977). Ecofisiología Vegetal, Ed. OMEGA SA., Barcelona.
- LANDSBER, J.J., and POWELL, D.B.B. (1973). Surface exchange characteristics of leaves subject to mutual interference. Agric. Meteorol. 12, 169-184.

- MONTEITH, J.I. and BULL, T.A. (1970).  
A diffusive porometer for field use. Theory, calibration and performance.  
*J. Appl. Ecol.* 7, 623-638.
- SCHOLANDER, P.F., HAMMEL, H.T., BRADSTREET, E.D. and  
HEMMINGSSEN, E.A. (1965). *Science*, 148, 339-346.
- TURNER, N.C. (1974). *Plant. Physiol.* 53, 360-365.
- WARRIT, B., LANDSBER, J.J. and THORPE, M.R. (1980). Responses  
of apple leaf stomata to environmental factor. *Plant, cell. Envi  
ron.* 3, 13-22.

---