

¿Cómo afectan los nutrientes el uso del agua en plantas leñosas?

LAURA I. FAUSTINO, CORINA GRACIANO✉, FERMÍN GORTARI & JUAN J. GUIAMET

1. Instituto de Fisiología Vegetal (CONICET-UNLP). La Plata, Pcia. de Buenos Aires.

RESUMEN. En esta revisión se analiza la información disponible sobre los mecanismos mediante los cuales los nutrientes pueden afectar el uso de agua que realizan las plantas leñosas. Pueden modificarse el consumo de agua (e.g., consumo total por planta, tasa transpiratoria, eficiencia del uso del agua), las relaciones hídricas (e.g., ajuste osmótico, modificaciones en el potencial hídrico, modificaciones en el control estomático) o las características hidráulicas de las plantas (e.g., conductividad hidráulica de raíces, tallo, ramas). Se recopiló la información disponible desde los niveles subcelular, órgano, planta entera y población. Se concluye que la disponibilidad de nutrientes afecta el uso del agua a través de modificaciones en la arquitectura hidráulica en cada nivel de organización, que pueden resultar en diferente consumo de agua a nivel de individuo y población. La variedad de modificaciones posibles hace que resulte difícil predecir el resultado del cambio en la disponibilidad de nutrientes en el uso del agua, ya que además de la interacción entre los recursos abióticos (i.e., agua y cada nutriente) hay que considerar las diferencias genotípicas en la capacidad de respuesta.

[Palabras clave: arquitectura hidráulica, transpiración, conductividad hidráulica, nitrógeno, fósforo]

ABSTRACT. **How do nutrients affect water use in woody plants?:** In this review, we analyze the information available about the mechanisms by which nutrients can alter plant water use. Water consumption (e.g., total consumption per plant, transpiration rate, water use efficiency), water relations (e.g., osmotic adjustment, changes in water potential, modifications in stomatal control) or hydraulic properties of plants (e.g., root or stem hydraulic conductivity) can be affected by the nutritional status of the plant. Information is analyzed at different levels: subcellular, organ, plant and population. It is concluded that nutrient availability alters hydraulic architecture at different organization levels, resulting in changes in water use at plant or population level. Possible modifications, and their interactions, make it difficult to predict the way nutrient availability can alter water use. Moreover, besides abiotic factors interactions (e.g., between water and each nutrient), genotypic differences in response capacity have to be taken into account.

[Keywords: hydraulic architecture, transpiration, hydraulic conductivity, nitrogen, phosphorus]

INTRODUCCIÓN

El agua y los nutrientes son los factores principales que determinan el crecimiento de los árboles (Stoneman et al. 1996; Vilela et al. 2003). La disponibilidad de nutrientes en el

suelo puede variar tanto por las condiciones naturales del sitio como por la intervención antrópica (e.g., mediante fertilización). Muchos estudios han demostrado que la fertilización es más efectiva cuando la disponibilidad de agua no es limitante (Sands & Mulligan 1990). El nitrógeno (N) y el fósforo (P) son

✉ Instituto de Fisiología Vegetal (CONICET-UNLP). CC 327. (1900) La Plata, Pcia. de Buenos Aires.
corinagraciano@agro.unlp.edu.ar

Recibido: 2 de agosto de 2010; Fin de arbitraje: 19 de octubre de 2010; Revisión recibida: 8 de agosto de 2011; Aceptado: 31 de agosto de 2011

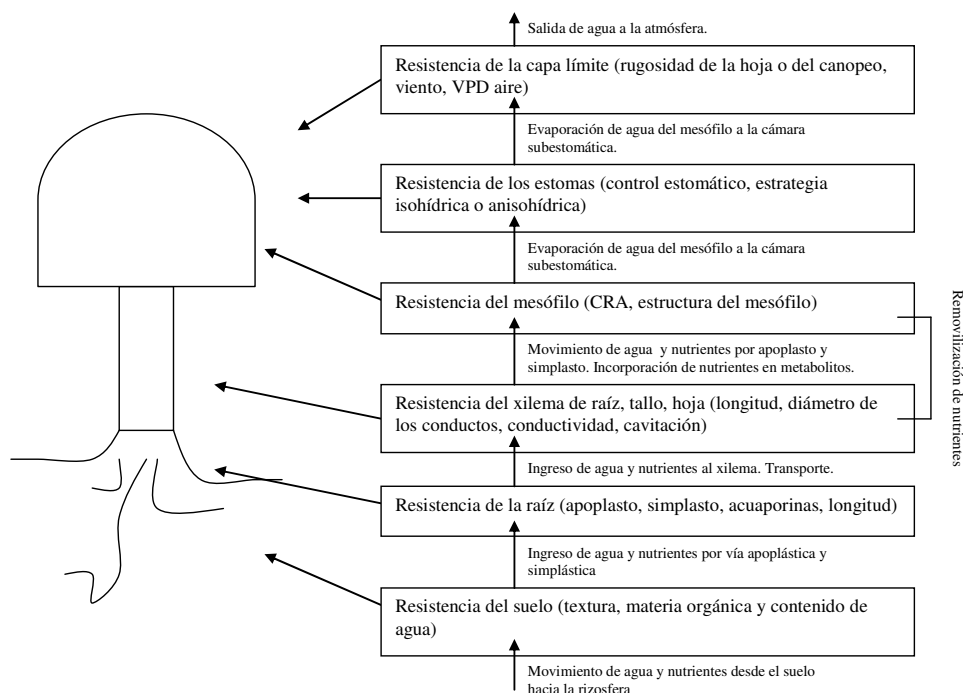


Figura 1. Esquema del movimiento de agua y nutrientes en el continuo suelo-planta- atmósfera. Al costado de las flechas, se indica el flujo de agua. En los recuadros se indican las resistencias encontradas en cada etapa, y entre paréntesis se enuncian los factores que pueden modificar cada resistencia.

Figure 1. Scheme of water and nutrient movement in the soil-plant-atmosphere continuum. Next to the arrows, the water flux is indicated. In the frames, the resistances found in each step are stated and between brackets, the factors that can change each resistance.

los nutrientes que con mayor frecuencia limitan el crecimiento si su disponibilidad no es adecuada; sin embargo, el balance entre los distintos nutrientes es fundamental para determinar la condición nutricional óptima de las plantas. Existen muchos trabajos en los que se analizaron los efectos de la fertilización sobre el crecimiento de los árboles; una cantidad de esas publicaciones concluyen que la interacción de la disponibilidad de nutrientes con todos los demás factores ambientales hace que sea difícil la predicción de los efectos de la fertilización (Dighton et al. 1993; Fisher & Binkley 2000; Graciano et al. 2006b; Judd et al. 1996; Neves et al. 1990).

La interacción entre la disponibilidad de agua y nutrientes se debe a que ambos factores, además de ser esenciales para las plantas, forman la solución del suelo, fuente de agua y nutrientes para las plantas (Figura 1). El agua está presente en el suelo en los

poros que forman las partículas sólidas como los minerales (i.e., arena, limo y arcilla) y la materia orgánica. A medida que el suelo pierde agua cada poro es ocupado de manera parcial por aire, mientras que el agua queda retenida en contacto con las superficies sólidas. Es así que a medida que se produce la desecación del suelo, la resistencia al movimiento de agua se incrementa. Así mismo, la composición mineral y el contenido de materia orgánica afectan la fuerza con la que el agua es retenida sobre las superficies, con mayor fuerza cuanto menor es el tamaño de los poros. Las arcillas y la materia orgánica generan poros pequeños y tienen mayor superficie expuesta por unidad de volumen, por lo que mayor cantidad de agua es adsorbida en superficie (fenómeno que incrementa la resistencia al movimiento del agua). Además, tanto las arcillas como la materia orgánica poseen cargas negativas que interactuarán con las moléculas de agua. Por el contrario, las partículas de arena generan

poros grandes y tienen poca capacidad de adsorción. Entonces, cuando un suelo con contenido alto de arena está saturado la resistencia al movimiento de agua es baja; sin embargo, a medida que los poros pierden agua la conductividad hidráulica disminuye abruptamente en los suelos arenosos. Por otro lado, los iones minerales están en solución en el agua del suelo, en equilibrio dinámico con la fase sólida. Si la concentración de un ion en la solución disminuye, se producirá la solubilización o desorción desde las partículas sólidas hasta que se recupere el estado de equilibrio (Taiz & Zeiger 2003).

Los iones se mueven libremente en la solución lejos de las partículas sólidas del suelo, pero los cationes son adsorbidos por las partículas sólidas con carga negativa, como la arcilla y la materia orgánica. Los iones de la solución del suelo que se encuentran en la rizosfera ingresan a la raíz por vía apoplástica (i.e., las paredes celulares y los espacios intercelulares). Algunos cationes quedan retenidos por las cargas negativas de la pared celular, mientras que los demás iones se mueven por flujo masal en el apoplasto. El ingreso de los iones al simplasto (i.e., el continuo protoplasmático limitado por la membrana plasmática) puede ser por vías no específicas o mediante transportadores específicos. Cuando la raíz de una planta absorbe algún ion, se produce la desorción de ese ion desde el apoplasto y, posteriormente, desde las partículas del suelo. Sin embargo, la velocidad de desorción y solubilización desde el suelo es menor a la tasa de absorción por las raíces, de modo que suele observarse la disminución de la concentración de iones en la rizósfera con respecto a la concentración que tiene el suelo lejos de las raíces. Los iones y el agua presentes en el apoplasto de la raíz ineludiblemente ingresan al simplasto en la endodermis, y posteriormente siguen su recorrido hacia el xilema por vía simplástica o apoplástica. Una vez que los iones y el agua ingresan al xilema, son trasladados por la corriente transpiratoria (Marschner 1995).

Los elementos del xilema en las plantas leñosas ofrecen resistencia al movimiento del agua, esta resistencia aumenta al disminuir

el diámetro de los conductos y al aumentar la longitud del recorrido. Las características estructurales de los elementos xilemáticos (e.g., rugosidad de las paredes, número de conexiones entre elementos, resistencia de las conexiones) también influyen en la resistencia al movimiento de agua. Además, la capacidad de conducir agua de este tejido puede modificarse en el corto plazo por la cavitación de los elementos del xilema, fenómeno que ocurre cuando son sometidos a tensiones mayores a un nivel crítico, dependiente de la especie, edad, época del año y condiciones de crecimiento de cada planta. Una vez que el agua y los nutrientes llegan a las hojas, se produce el movimiento en el mesófilo por vía apoplástica y simplástica. Los minerales que sean nutrientes serán incorporados al metabolismo de la planta y luego podrán retraslocarse a otros órganos como iones o parte de metabolitos, por vía xilemática o floemática según cada mineral. El agua se moverá desde el xilema hacia el mesófilo por vía apoplástica y simplástica y se producirá su pasaje al estado de vapor en los espacios intercelulares y en la cámara subestomática. Posteriormente, si los estomas están abiertos, el vapor de agua difundirá a la atmósfera, a mayor tasa cuanto mayor sea el déficit de saturación de la atmósfera y cuanto mayor sea la apertura estomática. En su pasaje a la atmósfera el agua atravesará la resistencia que ofrece la capa límite, que será mayor cuanto más rugosa sean la superficie del canopeo y la superficie foliar y menor sea la velocidad del viento. En general, la difusión de agua desde la epidermis es reducida debido a la presencia de la cutícula sobre la superficie de la hoja. La resistencia de la cutícula puede modificarse con las condiciones de crecimiento de la planta porque puede cambiar el grosor y composición de esta capa, y además puede disminuir cuando la hoja envejece por deterioro físico. El agua perdida en estado de vapor forma parte de la humedad atmosférica, componente del ciclo hidrológico, y volverá al suelo como precipitaciones, cuando las condiciones atmosféricas sean las adecuadas. También parte de los nutrientes se perderán de la planta cuando se produzca la abscisión de órganos, de manera que serán posteriormente incorporados al suelo

mediante la mineralización de la materia orgánica (Azcón-Bieto & Talón 2000; Salisbury & Ross 1994; Taiz & Zeiger 2003).

Los distintos componentes del continuo suelo-planta-atmósfera pueden resumirse en el concepto de arquitectura hidráulica. La arquitectura hidráulica de una planta puede ser definida como la estructura del sistema conductor de agua o el conjunto de características hidráulicas de los tejidos conductores de las plantas que califican y cuantifican el flujo de agua desde las raíces hasta las hojas (Cruiziat et al. 2002).

El primer resultado esperable con la suplementación de nutrientes que se encuentran de manera limitante para una planta es un incremento en el crecimiento. Las plantas más grandes tienen más área foliar, y por lo tanto transpiran más, siempre y cuando la disponibilidad de agua en el suelo sea suficiente. Sin embargo, la fertilización no sólo afecta la tasa de crecimiento sino también la distribución de materia seca en los diferentes órganos y consecuentemente la arquitectura hidráulica de las plantas; por lo tanto, también podrían cambiar las relaciones hídricas (Bucci et al. 2006), aspectos que analizaremos con detalle en esta revisión. Como criterios generales, al incrementarse la conductancia estomática, la conductividad hidráulica de tallos y raíces y la exploración radical del suelo también aumenta la cantidad de agua consumida por las plantas. En cambio, a mayor cantidad de conductos cavitados, la resistencia del xilema aumenta, y por lo tanto el consumo de agua disminuye (Tabla 1). Así mismo, se puede asumir que, en general, las plantas que crecen más rápido pueden tener mayor probabilidad de fallas en las funciones hidráulicas y, por consiguiente, mayor riesgo de muerte frente a episodios de elevadas temperaturas o sequía, aunque esta aseveración no es válida para todas las especies (Atwell et al. 2009; Fernández & Reynolds 2000). En resumen, tanto la disponibilidad de nutrientes como la disponibilidad de agua pueden producir cambios en las plantas desde el nivel subcelular, órgano, planta entera, población, hasta el nivel de ecosistema (Maseda & Fernández 2006; McDowell et al. 2008).

El objetivo de esta revisión es analizar atributos morfológicos y fisiológicos de las plantas leñosas involucrados en el uso del agua que pueden ser modificados por la disponibilidad de nutrientes. Para una mejor organización, se analizarán los antecedentes bibliográficos recogidos a nivel de población, de individuo, de órgano, hasta llegar al nivel subcelular (Tabla 2), aunque algunas de las características analizadas son difíciles de clasificar (e.g., la tasa de fotosíntesis se mide a nivel de hoja, pero puede indicar una característica de la planta entera como, por ejemplo, la conductividad hidráulica de las raíces y tallos).

LAS POBLACIONES FERTILIZADAS Y NO FERTILIZADAS

La fertilización puede modificar el consumo de agua de los rodales por diferentes vías. Por un lado, el mayor crecimiento de las plantas fertilizadas, sin ninguna otra modificación en la arquitectura hidráulica ni la fisiología de la planta, lleva asociado un consumo de agua mayor simplemente por el aumento del área foliar (i.e., la superficie transpirante). En este sentido, la fertilización aumentó el índice de área foliar y la transpiración total (mm de agua/día) en plantaciones de *Populus* (Samuelson et al. 2007) y de *Pinus taeda* (Samuelson & Stokes 2006). Sin embargo, en otros trabajos los resultados encontrados a nivel de población permiten suponer modificaciones en la tasa transpiratoria a un nivel de organización menor (posiblemente individuo u órgano). Por ejemplo, en plantaciones de *Pinus taeda* la transpiración por unidad de área foliar aumentó con la fertilización (Samuelson & Stokes 2006), mientras que en plantaciones de *Picea abies* la fertilización aumentó el índice de área foliar, pero redujo el flujo de savia (i.e., cantidad de agua transportada, por superficie de albura y por tiempo) y la transpiración del canopeo (i.e., cantidad de agua total evaporada por planta referida al área foliar) (Phillips et al. 2001). Si bien en este último ejemplo la fertilización parece haber mermado el consumo de agua, hay que analizar que plantas más grandes pueden transpirar más, y por lo tanto disminuir el

Tabla 1. Cambios en el consumo de agua mediados por modificaciones morfológicas y fisiológicas en diferentes niveles de organización. En la predicción del cambio en el consumo de agua se asume que las únicas modificaciones morfológicas y/o fisiológicas que se producen son las indicadas. Para los casos en que se indica un consumo incierto, es necesario evaluar el balance en la magnitud de las modificaciones para cada una de las variables analizadas, por ejemplo, si la resistencia a la conducción de agua (R) y la materia seca de raíces aumenta, dependerá de la magnitud del incremento en las dos variables que el consumo de agua aumente, no se modifique o incluso disminuya.

Table 1. Changes in water consumption due to morphological and physiological modifications at different levels of organization. In each prediction, it is assumed that the only morphological and/or physiological modifications are those indicated. If the consume is stated as unknown, that means that it is necessary to evaluate the balance between the extent of the change in each variable, for example, if both the resistance to water movement (R) and root dry mass increase, water consumption will depend on the degree of the increase in each variable, so it could last in a higher, equal or lower water consumption.

Modificación morfológica y/o fisiológica		Consumo de agua
Mayor IAF	Mayor o igual biomasa de raíces	Aumento
	Menor biomasa de raíces	Incierto
Mayor área foliar	Mayor o igual conductancia estomática	Aumento
	Menor conductancia estomática	Incierto
Mayor R suelo	Menor o igual cantidad de raíces	Disminución
	Mayor cantidad de raíces	Incierto
	Menor o igual capacidad conductiva de raíces	Disminución
	Mayor capacidad conductiva de raíces	Incierto
Mayor relación vástago:raíz	Mayor o igual materia seca total	Aumento
	Menor materia seca total	Incierto
Mayor cantidad de agua transportada por unidad de área del xilema	Mayor o igual área de xilema activo	Aumento
	Menor área de xilema activo	Incierto
Mayor capacidad conductiva del xilema	Mayor o igual área de xilema activo	Aumento
	Menor área de xilema activo	Incierto
Mayor R de raíz	Menor o igual materia seca de raíces	Disminuye
	Mayor materia seca de raíces	Incierto

IAF: Índice de área foliar, R: resistencia a la conducción de agua.

contenido de agua en el suelo con mayor velocidad; y por otro lado, el aumento del área foliar puede generar mayor interceptación de las precipitaciones, por lo que la cantidad de agua que llega al suelo se reduce. En consecuencia, en este tipo de estudios resulta imprescindible analizar si el contenido de agua en el suelo de las parcelas fertilizadas es similar al de las no fertilizadas, para poder discernir si los resultados encontrados se deben directamente a la fertilización o son efectos indirectos de una diferente disponibilidad de agua (Ewers et al. 1999; Stoneman et al. 1996). Tal es el caso en parcelas de *Pinus taeda* y de *Picea abies* donde la fertilización se aplicó con y sin riego. En estas especies la fertilización incrementó el

índice de área foliar independientemente de que fuera aplicada con o sin riego adicional; de esta manera se descarta que los efectos se deban al menor contenido de agua en el suelo. Sin embargo, a pesar del aumento del índice de área foliar, la fertilización no modificó la conductancia estomática del canopeo en *Picea abies*, y la redujo de forma drástica en *Pinus taeda* (Ewers et al. 2001). Una explicación posible es la disminución del grosor o la cantidad de raíces. En este sentido se encontró que la fertilización tanto con P como con una mezcla de nutrientes redujo la densidad y el grosor de raíces finas en parcelas de *Pinus pinaster* (Bakker et al. 2009). De igual modo, la fertilización (N, P, K) aumentó la biomasa

Tabla 2. Ejemplos de informes de medición de características hídricas o hidráulicas en diferentes niveles de organización en plantas con diferente disponibilidad de nutrientes. Hay informes que indican que cada uno de estas variables puede aumentar o disminuir con la mayor disponibilidad de nutrientes.

Table 2. Examples of reports of hydric or hydraulic characteristics measured at different levels of organization in plants with different nutrient availability. There are reports that indicate that these variables can increase or decrease with higher nutrient availability.

Nivel	Parámetro	Publicaciones
Población	Conductancia del canopeo	(Ewers et al. 2000; Ewers et al. 1999; Ewers et al. 2001; Phillips et al. 2001; Samuelson & Stokes 2006; Samuelson et al. 2007; Samuelson et al. 2008a)
	Consumo de agua o transpiración	(Ewers et al. 2000; Ewers et al. 1999; Ewers et al. 2001; Phillips et al. 2001; Samuelson & Stokes 2006; Samuelson et al. 2007; Samuelson et al. 2008a)
	Eficiencia del uso del agua	(Graciano et al. 2005; Samuelson & Stokes 2006)
Individuo	Biomasa aérea: subterránea	(Bakker et al. 2009; Ewers et al. 1999; Samuelson et al. 2008a; Samuelson et al. 2008b)
	Consumo de agua o transpiración	(Cernusak et al. 2009; Fernández et al. 2006; Guehl et al. 1995; Radin & Parker 1979b; Radin & Eidenbock 1984; Scholz et al. 2007; Tyree et al. 2009; Vandeleur et al. 2009; Welander & Ottosson 2000)
	Conductancia estomática o eficiencia del uso del agua instantánea	(Amponsah et al. 2004; Bucci et al. 2006; Cabañero & Carvajal 2007; Cernusak et al. 2009; Clearwater & Meinzer 2001; Fernández et al. 2006; Green & Mitchell 1992; Guehl et al. 1995; Harvey & van den Driessche 1999; Lovelock et al. 2004; Lovelock et al. 2006b; Radin & Parker 1979b; Reich et al. 1989; Scholz et al. 2007; Tyree et al. 2009; Welander & Ottosson 2000)
	Relación vástago: raíz	(Atwell et al. 2009; Cernusak et al. 2009; Fernández et al. 2006; Gloser et al. 2009; Green et al. 1994; Harvey & van den Driessche 1999)
Órgano	Conductancia del árbol entero	(Bucci et al. 2006; Clearwater & Meinzer 2001; Ewers et al. 2000; Lovelock et al. 2006b; Radin & Boyer 1982; Samuelson & Stokes 2006; Samuelson et al. 2007; Samuelson et al. 2008a)
	Relaciones hídricas de la hoja	(Bucci et al. 2006; Fernández et al. 2006; Graciano et al. 2005, 2006a; Radin & Parker 1979b)
	Potencial hídrico en hoja y/o sus componentes	(Bucci et al. 2006; Clearwater & Meinzer 2001; Ewers et al. 2000; Fernández et al. 2006; Green & Mitchell 1992; Green et al. 1994; Harvey & van den Driessche 1999; Lovelock et al. 2006b; McElrone et al. 2007; Phillips et al. 2001; Radin & Parker 1979a, b; Radin & Boyer 1982; Radin & Eidenbock 1984; Samuelson & Stokes 2006; Samuelson et al. 2007; Samuelson et al. 2008a; Scholz et al. 2007; Stoneman et al. 1996; Vandeleur et al. 2009)
	Ajuste osmótico	(Fernández et al. 2006; Graciano et al. 2005; Kleiner et al. 1992)
	Conductividad hidráulica del tallo	(Amponsah et al. 2004; Atwell et al. 2009; Bucci et al. 2006; Clearwater & Meinzer 2001; Ewers et al. 2000; Harvey & van den Driessche 1997, 1999; Lovelock et al. 2004; Lovelock et al. 2006a; Lovelock et al. 2006b; Lovelock et al. 2006c)
	Conductividad o conductancia hidráulica de la raíz	(Atwell et al. 2009; Cabañero & Carvajal 2007; Ewers et al. 2000; Gloser et al. 2007; Gorska et al. 2008a; Gorska et al. 2008b; Li et al. 2009; McElrone et al. 2007; Radin & Boyer 1982; Radin & Eidenbock 1984; Vandeleur et al. 2009)
	Vulnerabilidad a la cavitación en tallo o raíz	(Bucci et al. 2006; Ewers et al. 2000; Harvey & van den Driessche 1997, 1999)
	Arquitectura del sistema radical	(Bakker et al. 2009; Ewers et al. 1999; Gloser et al. 2009; Radin & Eidenbock 1984)
	Densidad o anatomía del xilema	(Atwell et al. 2009; Bucci et al. 2006; Clearwater & Meinzer 2001; Ewers et al. 2000; Harvey & van den Driessche 1997, 1999; Lovelock et al. 2006b)
	Actividad de acuaporinas	(Cabañero & Carvajal 2007; Gorska et al. 2008a; Gorska et al. 2008b; McElrone et al. 2007; Vandeleur et al. 2009)

subterránea pero disminuyó la relación de raíces respecto a la biomasa total (Samuelson et al. 2008b) y aumentó la densidad de raíces finas en profundidad (Ewers et al. 1999) en *Pinus taeda*. Estos últimos ejemplos muestran que la fertilización tiende a reducir la biomasa de raíces, o a producir raíces más finas, menos conductivas, lo que podría reducir la disponibilidad de agua para la parte aérea de la planta.

En esta sección concluimos que la fertilización afecta el uso del agua, y esto puede deberse al incremento del área foliar, a la modificación en la relación entre la biomasa aérea y subterránea (i.e., incremento del área transpirante y reducción del área absorbente) o a cambios en la distribución de raíces (i.e., menos raíces y más finas). Estos cambios poblacionales se deben a la capacidad que tienen los individuos de responder a la disponibilidad de nutrientes.

LOS INDIVIDUOS CON ALTA Y BAJA DISPONIBILIDAD DE NUTRIENTES

La morfología y la fisiología de las plantas que crecen en condiciones de sequía son diferentes a las de las plantas que tienen suficiente disponibilidad de agua, pero caracteres importantes para la supervivencia de los individuos en condiciones de sequía (e.g., la arquitectura hidráulica de la planta) pueden ser modificados también por la disponibilidad de nutrientes. En algunas ocasiones estas modificaciones pueden ser aun más importantes que las causadas por la disponibilidad de agua. Para este análisis, agrupamos por un lado los cambios en la distribución de materia seca que puedan afectar la cantidad de agua consumida o el acceso al agua (e.g. relación vástago:raíz, área foliar: área de xilema, distribución de raíces) y, por otro, los cambios fisiológicos independientes de las modificaciones en asignación de materia seca (e.g., cambios en el intercambio de gases, en la eficiencia del uso del agua).

Cambios en la distribución de materia seca

Los cambios en la arquitectura hidráulica de las plantas con la fertilización pueden deberse a cambios alométricos (e.g., mayor proporción de hojas, menor proporción de raíces) o a efectos directos en la conductividad del sistema (ver apartado siguiente). Es conocido que la disponibilidad de nutrientes afecta la partición de materia seca entre los diferentes órganos de la planta y también el uso del agua (Graciano et al. 2005, 2006a; Harvey & van den Driessche 1997; Sands & Mulligan 1990; Vilela et al. 2003). La arquitectura del sistema radical de los árboles responde tanto a la disminución del suministro de agua como a la baja disponibilidad de nutrientes, con señales opuestas para la distribución espacial de las raíces: cerca de la superficie para obtener nutrientes y exploración en profundidad para obtener agua. Por lo general, la fertilización aumenta la relación vástago:raíz y la sequía la reduce, pero en presencia de ambos factores, el efecto de la sequía suele predominar sobre el de la fertilización (aunque las respuestas pueden variar según la especie y el sistema de estudio). A continuación se enuncian algunos de los muchos ejemplos que se encuentran en la bibliografía al respecto. En cuatro especies de *Prosopis*, la disponibilidad de N no modificó la relación vástago:raíz, pero esta relación disminuyó en dos de las especies cuando fueron sometidas a sequía (Vilela et al. 2003). En *Pinus pinaster*, *Picea mariana* y *Picea glauca* la escasez de agua y/o de N disminuyó la relación vástago:raíz (Fernández et al. 2006; Patterson et al. 1997). En *Pinus taeda*, la deficiencia de N también causó una disminución de la relación tallo:raíz, pero este efecto se revirtió parcialmente cuando se sometió a las plantas a un período de sequía (Green et al. 1994). En algunas especies latifoliadas del Cerrado brasileño la fertilización con N incrementó el área foliar por planta y la relación área foliar: área de xilema; sin embargo, estas relaciones no se modificaron cuando se les aplicó P, ya sea solo o combinado con N (Bucci et al. 2006). En *Tectona grandis*, *Swietenia macrophylla* y *Platymiscium pinnatum* se observó que la aplicación de una mezcla de fertilizantes (N, P y K) aumentó de manera sustancial la relación vástago:raíz si las plantas estaban expuestas a

buena disponibilidad de agua; pero también se encontró que la reducción en la proporción de raíces no era tan marcada si las plantas fertilizadas estaban expuestas a condiciones de sequía (Cernusak et al. 2009).

Hay que considerar también que no sólo la disponibilidad total, sino también la distribución espacial de los nutrientes tiene efectos en la arquitectura del sistema radical. Las plantas expuestas a parches ricos en nutrientes desarrollan mayor cantidad de raíces dentro de esos sectores (George et al. 1997; Graciano et al. 2009; Hodge 2006; López-Bucio et al. 2003). Este desarrollo mayor puede ocurrir a expensas del desarrollo de raíces fuera del parche (Durieux et al. 1994; Gloser et al. 2008) o de la relación vástago:raíz (Hutchings & John 2004). Los antecedentes encontrados al respecto en especies leñosas son escasos, por lo que hemos decidido enriquecer este apartado con bibliografía referente también a especies herbáceas. En *Eucalyptus grandis* se observó mayor biomasa de raíces a la profundidad de parches ricos en P (Graciano et al. 2009). En plantas de *Arabidopsis* proliferaron más raíces dentro de parches ricos en nitrato, mientras que con una disponibilidad de nitrato elevada y homogénea en todo el sistema radical la proliferación de raíces disminuyó (Zhang & Forde 2000). La proliferación de raíces en el parche rico permite a la planta absorber de manera eficiente el nutriente existente en el parche (Linkohr et al. 2002). Por otro lado, también se ha observado que en soluciones hidropónicas con muy baja disponibilidad de nutrientes la velocidad de expansión de raíces es mayor, lo que podría interpretarse como una adaptación para explorar mayor volumen de suelo en los ambientes pobres en nutrientes (Hermans et al. 2006; Walter et al. 2003; Zhang et al. 2007). Por lo tanto, la disponibilidad baja de nutrientes tiende a aumentar la proliferación de raíces, lo mismo que la existencia de parches nutritivos en un suelo con baja disponibilidad general de nutrientes. Es importante considerar que el desarrollo de raíces en parches ricos en algún nutriente tiene consecuencias sobre la accesibilidad a otros recursos existentes fuera del parche, como agua y otros nutrientes (Graciano et al. 2009). Es así que la proliferación de raíces localizadas podría traer aparejada una disminución de

la capacidad de la planta de absorber agua ya que muchas raíces absorberían agua y nutrientes de un sector reducido y agotarían rápidamente los recursos; por esta razón, la planta debería invertir más energía en promover el crecimiento de raíces en sectores donde queden recursos disponibles. En consecuencia, la capacidad de responder a parches ricos en nutrientes será adecuada si la disponibilidad de nutrientes es baja y la disponibilidad de agua no es limitante. Por lo tanto, la conformación final del sistema radical dependerá de la disponibilidad de cada factor abiótico (i.e., agua y cada uno de los nutrientes) y de la heterogeneidad espacial y temporal con que cada factor esté presente, influenciado también por la capacidad de respuesta que tenga el genotipo en análisis. El efecto de cada estrés abiótico (e.g., sequía, deficiencia de nutrientes) sobre las características fundamentales que definen la capacidad de transporte de agua varía ampliamente, por lo que es difícil predecir de qué manera las condiciones de campo afectarán el consumo de agua (Atwell et al. 2009). En casos de sequías severas, el aumento en la proporción de hojas y la disminución de la profundidad de raíces causado por la fertilización puede llevar a la ruptura del equilibrio entre el vástago y la raíz y aumentar la mortandad de plantas.

Cambios en intercambio de gases y eficiencia del uso del agua

El cambio en el consumo de agua causado por la fertilización puede deberse simplemente al cambio del tamaño de los individuos, ya que los más grandes transpiran más y consumen más agua (Wullschlegel et al. 1998), como hemos mencionado anteriormente en el apartado referente a poblaciones. Sin embargo, los antecedentes a continuación indican que la fertilización también modifica el uso del agua aun en condiciones de igual disponibilidad hídrica.

Una de las características que está influenciada por la disponibilidad de nutrientes es la sensibilidad de la apertura y cierre estomático a la disminución del potencial hídrico de la

hoja. En este sentido, las plantas fertilizadas pueden cambiar su estrategia y tender a un comportamiento más isohídrico o anisohídrico que las plantas no fertilizadas. Esto significa que frente a un aumento de la demanda evapotranspirativa o a la disminución de agua del suelo, las plantas tenderán a cerrar los estomas y mantener el potencial hídrico más cercano a cero (i.e., plantas isohídricas) o a mantener los estomas abiertos y tolerar caídas marcadas del potencial hídrico (i.e., plantas anisohídricas) en comparación con las plantas no fertilizadas (McDowell et al. 2008). Por ejemplo, plantas de algodón con alta dosis de N redujeron la conductancia estomática y cesaron la expansión foliar a potenciales hídricos más bajos que individuos con baja disponibilidad de N (Radin & Parker 1979a). En consecuencia, las plantas con alto N se tornaron más anisohídricas. Los cambios en la apertura y cierre estomáticos van a determinar modificaciones en el consumo de agua por las plantas, que pueden incrementar o contrarrestar los efectos de los cambios en el tamaño de los individuos y de su área foliar.

Contrariamente a los resultados discutidos previamente para algodón, hay antecedentes que indican que la fertilización reduce el consumo de agua a nivel de árbol. En tres especies de árboles tropicales la tasa de transpiración medida a nivel de planta disminuyó con la fertilización (Cernusak et al. 2009). En *Picea abies* la fertilización redujo el flujo de savia por superficie de albura y la transpiración por unidad de área foliar (Phillips et al. 2001).

El consumo de agua a nivel de individuo puede inferirse mediante mediciones instantáneas en hojas con porómetro o con analizador de gases infrarrojo, IRGA. La ventaja de estas mediciones es que son rápidas y permiten conocer, con ciertas restricciones, el estado de la planta entera. A partir de estas mediciones se puede calcular la eficiencia del uso del agua instantánea (EUA), que es la relación entre los moles de CO₂ fijados y los moles de agua transpirados. Las modificaciones en la EUA pueden deberse a cambios en la fotosíntesis, en la transpiración o en ambos procesos, aunque en diferente magnitud. En general, las plantas fertilizadas

tienen mayor tasa fotosintética, por lo que la EUA aumenta (Guehl et al. 1995), como se observó en *Pinus taeda* (Green & Mitchell 1992) y en clones de *Populus* (Harvey & van den Driessche 1999) en respuesta a la fertilización con N. En condiciones de baja disponibilidad de agua, las plantas tienden a reducir la transpiración, de modo que sequías leves que no afecten la capacidad fotosintética, pueden incrementar la EUA. Lo que no está tan claramente establecido es si la fertilización incrementa o disminuye la transpiración. Por ejemplo, en *Pinus pinaster* la transpiración fue mayor en plantas con alta disponibilidad de N, tanto con baja como con alta disponibilidad de agua (Fernández et al. 2006); en este caso, sólo las plantas con alta disponibilidad de N aumentaron la EUA en respuesta a la sequía, al igual que plantas de *Ulmus americana* bajo estrés moderado (Reich et al. 1989). Consistentemente, en *Pinus taeda* la fertilización combinada con N y P redujo la transpiración y aumentó la EUA (Tyree et al. 2009). En *Pinus contorta* (Amponsah et al. 2004) y en *Quercus prinus* (Kleiner et al. 1992) la fertilización redujo la conductancia estomática a nivel de hoja. Asimismo, en tres especies del Cerrado brasileño, la conductancia estomática nocturna y la transpiración nocturna disminuyeron en las plantas fertilizadas con N o con P, con efecto más marcado del N (Scholz et al. 2007). En *Pinus taeda* fertilizado con N la conductancia estomática medida a lo largo del día fue menor que en las plantas fertilizadas con P o sin fertilizar (Faustino, datos no publicados), consistentemente a lo encontrado en *Pinus pinaster* (Guehl et al. 1995). En *Quercus robur* la tasa transpiratoria disminuyó al aumentar la disponibilidad de nutrientes (Welander & Ottosson 2000). Estos ejemplos indicarían que en algunos casos puede ser relevante la función de la transpiración de movilizar nutrientes hacia la rizosfera. Es por eso que frente a una mayor disponibilidad de nutrientes la transpiración disminuye y reduce el consumo de agua. Este tipo de respuesta es más probable en sitios con dotación baja de nutrientes y buena disponibilidad de agua o en plantas con requerimiento elevado de nutrientes.

El mayor consumo de agua con baja disponibilidad de nutrientes con respecto

a plantas con mayor disponibilidad de nutrientes es consistente con la idea que la transpiración cumple la función de promover el flujo masal de agua en el suelo hacia las raíces, función que es más importante en suelos con baja conductividad hidráulica y baja disponibilidad de nutrientes ya que incrementa la capacidad de absorción de iones móviles como el nitrato (Cramer et al. 2009; Scholz et al. 2007). Sin embargo, existen estudios que demuestran que el aumento en la disponibilidad de nutrientes puede aumentar el consumo de agua, por ejemplo en *Quercus robur* la fertilización aumentó la conductancia estomática (Guehl et al. 1995) y en *Prosopis chilensis* la fertilización acompañada con abundante riego aumentó la transpiración, mientras que en caso de sequía las plantas sin fertilización transpiraron más que las fertilizadas (Imo & Timmer 1992). Por lo tanto, si bien existe una tendencia general a que las plantas con mayor disponibilidad de recursos (e.g., agua, nutrientes) utilicen más recursos y con mayor eficiencia (Binkley et al. 2004; Stape et al. 2004), esta afirmación no puede ser generalizada. Los antecedentes indican que la aplicación de fertilizantes puede reducir el consumo de agua, y que esto puede estar o no acompañado por incrementos proporcionales en la fotosíntesis, por lo que la eficiencia del uso del agua puede aumentar; pero también hay casos en que el consumo de agua puede ser mayor en plantas fertilizadas, por lo que la EUA podría disminuir o no modificarse.

Además del control estomático, pueden existir otras modificaciones en la arquitectura hidráulica que modifiquen la cantidad de agua utilizada por la planta; esto conduce a analizar qué órganos de la planta pueden sufrir modificaciones al variar la disponibilidad de nutrientes.

ALGUNAS MODIFICACIONES DE LA ARQUITECTURA HIDRÁULICA A NIVEL DE ÓRGANO

Los cambios en el consumo de agua a nivel de planta entera pueden deberse a cambios en uno o varios órganos de la planta. Más allá de que las alteraciones en la distribución de materia

seca modifican la capacidad de exploración del suelo y la superficie transpirante, hay modificaciones a nivel de los órganos que van a intervenir en el balance final de consumo de agua a nivel de planta. Principalmente, son importantes los cambios a) a nivel de raíz, porque determinan el acceso al agua y los nutrientes, b) a nivel de tallos, porque determinan la capacidad de conducción de agua hacia las hojas y ápices en crecimiento, y c) a nivel de hojas, porque determinan si se puede mantener la turgencia celular, el crecimiento y la capacidad fotosintética frente a disminuciones en el estado hídrico de las plantas.

Modificaciones en la capacidad específica de absorción de agua de las raíces

La actividad de las raíces modifica las características fisicoquímicas de la rizosfera, que son diferentes a las del suelo sin raíces; pero a su vez, la disponibilidad de nutrientes y agua en el suelo modifica la cantidad y actividad de raíces (Neumann et al. 2009). Más allá de los efectos en la distribución espacial de las raíces, la disponibilidad de nutrientes puede alterar la conductividad hidráulica de las raíces. Por ejemplo, la deficiencia severa de nitrato, fosfato y sulfato reduce la conductividad hidráulica de las raíces, o lo que es lo mismo, la conductividad es mayor con mayor disponibilidad de nitrato o fosfato (Gloser et al. 2007; Li et al. 2009; Radin & Eidenbock 1984). Asimismo, el incremento en la disponibilidad de nutrientes aumenta la resistencia a la cavitación de las raíces (Ewers et al. 2000; Radin & Eidenbock 1984). En períodos de baja disponibilidad de agua en el suelo, con la consecuente reducción de la conductividad hidráulica del mismo, una estrategia posible para absorber agua y nutrientes es aumentar la proliferación de raíces, mientras que otra es aumentar la conductividad de las raíces existentes (McElrone et al. 2007). Es por esto que la conductividad de las raíces aumenta en períodos del año con elevada demanda evapotranspirativa, lo que implica una disminución en la resistencia al flujo de agua en las raíces en los momentos en que las hojas

pierden mayor cantidad de agua. Lo mismo ocurre para la absorción de nutrientes desde el suelo. En suelos deficientes en nutrientes se observa un aumento en la proliferación de raíces, lo que permitiría aumentar la capacidad de absorción (ver apartados anteriores).

Los resultados siguientes en su mayoría se obtuvieron en diversas plantas herbáceas, pero por su valor ilustrativo y por no hallarse antecedentes en plantas leñosas, consideramos valiosa su inclusión ya que explican mecanismos presentes en las plantas, posibles de ser encontrados en especies leñosas. Estos antecedentes indican que además de las modificaciones descritas anteriormente, también pueden producirse respuestas en muy corto plazo de las propiedades hidráulicas de raíces ya formadas, cuando las plantas que crecieron con baja disponibilidad de nutrientes son expuestas a alta disponibilidad de nutrientes. En este sentido, el flujo de agua en las raíces se incrementó 4 horas después de la adición de altas dosis de nitrato en plantas que crecían en hidroponia con baja disponibilidad de nitrato (Gloser et al. 2007; Gorska et al. 2008a). Este flujo se incrementó cinco veces más que el cambio en el potencial osmótico de la savia del xilema y revirtió al flujo inicial cuando las plantas fueron colocadas nuevamente en la solución con baja disponibilidad de nitrato. Asimismo, las plantas que continuaron con baja disponibilidad de nitrato incrementaron de manera gradual la resistencia al flujo de agua a medida que disminuía la concentración de nitrato en la solución de cultivo. Estos datos indican que el efecto del nitrato en las propiedades hidráulicas de las raíces es directo (i.e., no mediado por cambios en el desarrollo de las raíces), mientras que la velocidad de respuesta y la reversibilidad son factores importantes a considerar para profundizar en el conocimiento de los procesos fisiológicos que subyacen en esta interacción. La sensibilidad de la resistencia hidráulica de las raíces a la concentración externa de nitrato (Gloser et al. 2007) indica que el flujo de agua es estimulado sólo en la porción de raíces expuestas a concentraciones altas de nitrato (Gloser et al. 2008; Gorska et al. 2008a). Esta respuesta localizada sugiere que la absorción de agua aumenta sólo en los parches ricos

en nitrato, lo que permite un ajuste entre la absorción de agua y la absorción de N a nivel de planta entera, con mayor absorción de agua en las raíces que puedan absorber también mayor cantidad de nitrato (Gloser et al. 2009; Gorska et al. 2008b). La velocidad de respuesta permite a la planta optimizar la adquisición de los recursos en ambientes espacial y temporalmente heterogéneos (Gorska et al. 2008a). Cuando el sistema radical es expuesto a condiciones heterogéneas, las raíces dentro y fuera de parches ricos responderán en forma diferente.

Si se analizan otros nutrientes, el exceso o la ausencia de cationes como el calcio, el potasio o el magnesio en plantas de pimiento en hidroponia modifican de manera reversible la conductancia de las raíces y la conductancia estomática en diferentes direcciones según el catión (Cabañero & Carvajal 2007). Estos antecedentes, si bien se obtuvieron en hidroponia en el plazo de tres días y con disponibilidades de nutrientes muy contrastantes y poco representativas de una situación en un ambiente natural, indican que los mecanismos de respuesta al déficit o exceso de cada catión difieren según cuál sea el catión en estudio, lo que debe ser considerado cuando se quiere analizar la interacción entre nutrientes y arquitectura hidráulica.

Modificaciones en las relaciones hídricas de las hojas

La fertilización puede modificar la arquitectura hidráulica de las plantas a través del cambio en las relaciones hídricas de las hojas. El potencial hídrico puede disminuir por la acumulación de osmolitos (Radin & Boyer 1982), y este ajuste puede contribuir a mantener la turgencia celular en condiciones de sequía. Al analizar cambios en las relaciones hídricas a nivel foliar debidos a la disponibilidad de nutrientes hay que asegurarse que las plantas fertilizadas no hayan estado sometidas a mayor estrés por sequía (Stoneman et al. 1996), como ya se expresó en el apartado referente a poblaciones, para poder asegurar que los efectos de la fertilización en el potencial

hídrico de las hojas son directos. En plantas de algodón con baja disponibilidad de N, las hojas, por cada unidad de caída del potencial hídrico, perdieron la mitad del agua que las de las plantas expuestas a alta disponibilidad de N. Esta mayor resistencia a la desecación en las plantas con baja disponibilidad de N estuvo relacionada con hojas de menor área foliar específica y células de menor tamaño y con paredes más rígidas que las de las plantas con disponibilidad alta de N (Radin & Parker 1979a, b). En *Pinus taeda* la fertilización no modificó el potencial hídrico al amanecer, pero aumentó el potencial hídrico al mediodía, a pesar de aumentar también la tasa transpiratoria de estas plantas (Samuelson et al. 2008a). En algunas especies del Cerrado brasileño, la fertilización con N generó una disminución del potencial osmótico a saturación (i.e., acumulación de solutos), mientras que la aplicación de P no tuvo ningún efecto (Bucci et al. 2006). Tampoco se observaron cambios en las relaciones hídricas (e.g., potencial osmótico a saturación, potencial hídrico en el punto de pérdida de turgencia) de las hojas de *Pinus taeda* fertilizado con N y con P; sin embargo, las plantas fertilizadas con N recuperaron el potencial hídrico de las hojas en horas de la tarde, a valores similares a los registrados a la mañana temprano, mientras que en las plantas con P y no fertilizadas, el potencial hídrico continuó su disminución hasta el atardecer (Faustino, datos no publicados).

En situaciones de fuerte disminución del contenido de agua en las hojas por transpiración, las plantas pueden realizar ajuste osmótico (i.e., por lo general estimado como la mayor acumulación de sustancias osmóticamente activas en plantas con baja disponibilidad de agua que en plantas con buena disponibilidad de agua), que conduce a la disminución del potencial osmótico a saturación (Babu et al. 1999) y de esta manera mantener la turgencia celular necesaria para el crecimiento. En un estudio con *Pinus pinaster*, las plantas tuvieron la capacidad de realizar ajuste osmótico independientemente de la disponibilidad de N a la que estaban expuestas (Fernández et al. 2006). Por el contrario, las plantas *Quercus rubra* no realizaron ajuste osmótico tanto en presencia como en ausencia de fertilización (N, P, K), mientras que en

Quercus prinus la fertilización se asoció con la capacidad de realizar ajuste osmótico (Kleiner et al. 1992). En *Eucalyptus grandis* se observó ajuste osmótico en plantas fertilizadas con P que crecían en suelo con buena disponibilidad de N, mientras que las fertilizadas con N y las no fertilizadas no realizaron ajuste osmótico. Sin embargo, el tipo de suelo afecta la capacidad de ajuste osmótico, ya que en un suelo arenoso con baja disponibilidad de N, las plantas no realizaron ajuste osmótico cuando fueron la fertilizadas con P o con N (Graciano et al. 2005). Al igual que en el caso del potencial hídrico, no está claro por qué la fertilización afecta la capacidad de las plantas de realizar ajuste osmótico, y son necesarios más estudios para clarificar estos aspectos.

Anteriormente detallamos que la fertilización puede modificar la apertura y cierre estomáticos en respuesta a diferentes factores. Otra forma en que la fertilización puede modificar el uso del agua es a través de la modificación de la densidad estomática. Las hojas de plantas de álamo expuestas a dosis crecientes de N tienen mayor cantidad de estomas pero de tamaño más pequeño (Harvey & van den Driessche 1997). Por el contrario, en un análisis preliminar observamos que las acículas de *Pinus taeda* de plantas fertilizadas con N tenían menos filas de estomas por unidad de área, consistente con la menor conductancia estomática observada en estas plantas con respecto a las plantas sin fertilizar (Faustino, datos no publicados). Esta característica anatómica de las hojas debería ser evaluada cada vez que se encuentran diferencias en la conductancia estomática o la transpiración, para poder discernir si se modificó el grado de apertura y cierre estomático o el número de estomas por unidad de área foliar.

Modificaciones en el tallo

La característica principal a analizar en cuanto a los tallos es su capacidad para conducir agua. La fertilización puede modificar la conductividad hidráulica del xilema. En *Populus* la fertilización con P incrementó la conductividad foliar específica máxima (i.e.,

el máximo caudal que puede ser transportado para un diferencial de presión determinado, referido al área foliar abastecida por ese tallo), mientras que el aumento del N disponible generó una disminución de la conductividad foliar específica medida con embolismos y aumentó la vulnerabilidad a la cavitación; es decir, favoreció la formación de embolismos (Harvey & van den Driessche 1997). En algunas especies del Cerrado brasileño se observó un aumento de la conductividad hidráulica específica del xilema del tallo con la fertilización con N, pero cuando se analizó la conductividad foliar específica, esta fue igual a la de las plantas no fertilizadas, o incluso menor (Bucci et al. 2006); por lo tanto, el aumento en la conductividad específica puede deberse a un aumento en la demanda producida por el incremento en el área foliar. Por el contrario, en *Eucalyptus grandis* no se observó modificación en la conductividad hidráulica de los tallos con la adición de dosis crecientes de N (Clearwater & Meinzer 2001).

Para ninguno de los ejemplos anteriores se conoce el mecanismo responsable del cambio en la conductividad hidráulica del xilema, pero existen algunos antecedentes de las posibles modificaciones en este tejido que pueden traer aparejados cambios en la conductividad. Por un lado, la capacidad de conducir agua puede incrementarse a medida que aumenta la concentración salina de la savia (Zwieniecki et al. 2001), la que a su vez puede estar influenciada por la concentración de nutrientes en el suelo (Smith & Shortle 2001). En este caso, la conductividad varía sin modificación del tamaño o número de los conductos xilemáticos. Otra fuente de modificación de la conductividad hidráulica es la variación del número o tamaño de los elementos conductivos del xilema. Por ejemplo, la adición de N en *Eucalyptus pauciflora* incrementó el diámetro de los vasos de xilema y la superficie del leño ocupado por lúmenes en el cuello de la planta. Sin embargo, este aumento no se correspondió con un incremento en la conductividad hidráulica de la raíz ni del tallo (Atwell et al. 2009), por lo que la conductividad de cada vaso debe haber disminuido con la fertilización. Esto

resultó en una conductividad integrada igual a la de las plantas sin fertilizar. En *Populus*, la fertilización con N aumentó el diámetro de los vasos xilemáticos (Harvey & van den Driessche 1999); sin embargo, la conductividad hidráulica foliar específica disminuyó, posiblemente debido al gran aumento del área foliar que produce la fertilización con N. Contrariamente, la fertilización con P no tuvo efecto en el diámetro de los vasos, pero la resistencia a la cavitación fue mayor en plantas con mayor disponibilidad de P, y este aumento en la resistencia se correspondió con punteaduras de vasos de menor tamaño (Harvey & van den Driessche 1997). Esto es consistente con la hipótesis de que los embolismos (i.e., cavitación) comienzan con una burbuja de aire que ingresa al vaso a través de las punteaduras, y que por lo tanto, punteaduras más pequeñas, confieren resistencia a la cavitación (Domec et al. 2006). Son necesarios más estudios para clarificar cómo la disponibilidad de nutrientes afecta la capacidad conductiva del tallo, pero es indudable que los efectos de la fertilización sobre la conductividad hidráulica de los tallos tienen un impacto importante en la productividad de las plantas leñosas.

ALGUNOS ANTECEDENTES A NIVEL SUBCELULAR

El ingreso del agua al cilindro central de las raíces, el movimiento de agua entre células y el equilibrio hídrico entre las distintas organelas de la célula requieren la difusión del agua a través de membranas celulares. Las acuaporinas son proteínas intrínsecas de membrana que permiten el pasaje de agua y explican una parte importante de la difusión de agua a través de las membranas. Su permeabilidad al agua (i.e., el grado de apertura del canal hídrico) puede ser regulada por el pH intracelular, la concentración intracelular de calcio, la fosforilación reversible, la concentración de osmolitos y por pulsos de alta presión (Vandeleur et al. 2009). Por lo tanto, las acuaporinas modifican la resistencia al pasaje de agua de célula a célula de manera

dinámica de acuerdo a las condiciones del medio externo y a los requerimientos de la planta. En un estudio de las raíces finas a 18 m de profundidad en dos especies leñosas se observó que la conductividad hidráulica de las raíces aumentaba durante el día con respecto a la noche y en los períodos del año con mayor demanda evapotranspirativa. En este estudio se comprobó que la conductividad disminuía si se inhibía la actividad de las acuaporinas mediante el tratamiento de las raíces "in situ" con radicales hidroxilos (McElrone et al. 2007). En especies herbáceas, la conductividad hidráulica de las raíces aumenta con la adición de nitrato (Gorska et al. 2008a), o con la adición de fosfato (Li et al. 2009). Estos cambios en la conductividad han sido asociados con la actividad de las acuaporinas ya que si se inhibe la actividad de las mismas (por radicales hidroxilos, por anoxia o por cloruro de magnesio) la conductividad de las raíces disminuye de forma drástica. Existen algunos indicios de cómo puede producirse la regulación de las acuaporinas por la disponibilidad de nitratos, que surgen a partir de estudios en plantas herbáceas. Si se inhibe la acumulación intracelular de nitrato, la conductividad hidráulica no se incrementa por la adición de nitrato a la solución externa. Sin embargo, si se incrementa la concentración de nitrato intracelular mediante la inyección de este ion dentro de las células, la conductividad hidráulica aumenta (Gorska et al. 2008a). Por lo tanto, la mayor conductividad se debe a que el nitrato intracelular (no el extracelular) regula las acuaporinas. La regulación podría darse por aumento en la síntesis de acuaporinas, por la modificación en el balance entre acuaporinas abiertas y cerradas o por cambios en el balance entre síntesis y degradación (McElrone et al. 2007). El nitrato no modifica la expresión de los genes que codifican para acuaporinas, lo que se confirmó por el análisis del nivel de expresión de varios genes que codifican para estas proteínas (Gorska et al. 2008b). Apparently, dada la velocidad de respuesta (i.e., de pocos minutos a una hora), la disponibilidad de nitrato regula postranscripcionalmente la actividad de las acuaporinas, esto es, el nitrato intracelular modifica el balance entre las acuaporinas abiertas y las cerradas. La señal estaría dada

por el nitrato propiamente ya que el agregado de otras fuentes de N, como el amonio o la urea (productos generados posteriormente a la acción de la nitrato reductasa), no incrementa el flujo de agua (Gorska et al. 2008a, b). Se requiere de una mayor cantidad de estudios para evaluar el efecto de la disponibilidad de fosfato y sulfato en la conductividad hidráulica, y determinar si sus efectos eventuales son directos o mediados también por el nitrato. Con respecto a otros iones, si bien los resultados no son contundentes, la ausencia de calcio y potasio y el exceso de calcio y magnesio en la solución nutritiva disminuye la actividad de las acuaporinas en *Capsicum annum*, lo que podría deberse a la regulación postranscripcional negativa por el calcio y el magnesio (Cabañero & Carvajal 2007).

Si bien el mecanismo de la regulación de la conductividad hidráulica mediante las acuaporinas parece ser universal en las plantas superiores (McElrone et al. 2007), son necesarios más estudios para comprender cómo la disponibilidad de nutrientes en la rizosfera afecta el grado de apertura y cierre de acuaporinas, y consecuentemente la conductividad radial de las raíces.

CONCLUSIONES

La disponibilidad de nutrientes modifica la arquitectura hidráulica de las plantas. Por un lado, si la fertilización estimula el crecimiento y el aumento de área foliar habrá mayor consumo de agua, y si la disponibilidad de agua no es suficiente, las plantas fertilizadas podrán estar sometidas a estrés por sequía más tempranamente que las plantas no fertilizadas. La fertilización puede modificar la arquitectura hidráulica de la planta y así aumentar o revertir el efecto explicado anteriormente. Si, por ejemplo, la fertilización aumenta la relación vástago:raíz, el estrés por sequía en plantas fertilizadas podría exacerbarse o evidenciarse más tempranamente aun. La fertilización también promueve el desarrollo sectorizado de raíces en parches ricos en nutrientes, y si estas raíces tienen una mayor conductividad hidráulica, el abastecimiento de agua al

vástago de la planta puede incrementarse en el corto plazo.

Por otra parte, una mayor disponibilidad de nutrientes puede aumentar la conductancia estomática de las plantas; consecuentemente, el potencial hídrico de los tejidos cae y las células quedan más cerca del punto de pérdida de turgencia. Sin embargo, la disponibilidad de nutrientes puede afectar también las relaciones hídricas de las hojas (e.g., si las plantas realizan ajuste osmótico) o tornar el comportamiento de las plantas más isohídrico, y así mejorar el estado hídrico de los tejidos durante períodos de baja disponibilidad de agua. Si la capacidad de conducir agua del sistema aumenta con la disponibilidad de nutrientes (i.e., mayor conductividad hidráulica de raíces y tallos o mayor área de xilema activo), la mayor demanda de agua de las hojas podría ser suplida con suficiente velocidad para mantener el buen estado hídrico del vástago.

Como conclusión final, es evidente que la disponibilidad de nutrientes afecta el uso del agua y la arquitectura hidráulica, pero la interacción compleja entre factores abióticos y genotipo hace que no se pueda predecir en qué dirección y con qué magnitud un cambio en la disponibilidad de un nutriente afectará cada uno de las posibles características hídricas o hidráulicas del sistema en sus diferentes niveles.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Cecilia Rousseaux y Roberto Fernández la idea de escribir esta revisión. Este tema de investigación se desarrolla gracias al financiamiento del CONICET (PIP 112-200801-01885). Los resultados no publicados corresponden a ensayos realizados con la colaboración de Martín Pinazo y Nardia Bulfe, de la EEA INTA Montecarlo. LIF es becaria del CONICET (CCT La Plata). CG es investigadora del CONICET (CCT La Plata). FG era becario de entrenamiento de la CIC PBA mientras trabajó en este proyecto, actualmente es becario del CONICET (CCT La Plata). JJG es investigador de la CIC PBA.

BIBLIOGRAFÍA

- AMPONSAH, IG; VJ LIEFFERS; PG COMEAU & RP BROCKLEY. 2004. Growth response and sapwood hydraulic properties of young lodgepole pine following repeated fertilization. *Tree Physiology* **24**:1099-1108.
- ATWELL, BJ; ML HENERY & MC BALL. 2009. Does soil nitrogen influence growth, water transport and survival of snow gum (*Eucalyptus pauciflora* Sieber ex Sprengel.) under CO₂ enrichment? *Plant, Cell & Environment* **32**:553-566.
- AZCÓN-BIETO, J & M TALÓN. 2000. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Mc Graw-Hill/Interamericana de España - Edicions Universitat de Barcelona. Barcelona, España.
- BABU, RC; MS PATHAN; A BLUM & HT NGUYEN. 1999. Comparison of measurement methods of osmotic adjustment in rice cultivars. *Crop Science* **39**:150-158.
- BAKKER, MR; E JOLICOEUR; P TRICHET; L AUGUSTO; C PLASSARD; ET AL. 2009. Adaptation of fine roots to annual fertilization and irrigation in a 13-year-old *Pinus pinaster* stand. *Tree Physiol* **29**:229-238.
- BINKLEY, D; JL STAPE & MG RYAN. 2004. Thinking about efficiency of resource use in forests. *Forest Ecology and Management* **193**:5-16.
- BUCCI, SJ; FG SCHOLZ; G GOLDSTEIN; FC MEINZER; AC FRANCO; ET AL. 2006. Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savannah trees. *Plant, Cell and Environment* **29**: 2153-2167.
- CABAÑERO, FJ & M CARVAJAL. 2007. Different cation stresses affect specifically osmotic root hydraulic conductance, involving aquaporins, ATPase and xylem loading of ions in *Capsicum annuum* L. plants. *Journal of Plant Physiology* **164**:1300-1310.
- CERNUSAK, LA; K WINTER & BL TURNER. 2009. Physiological and isotopic ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) responses of three tropical tree species to water and nutrient availability. *Plant, Cell & Environment* **32**:1441-1455.
- CLEARWATER, MJ & FC MEINZER. 2001. Relationships between hydraulic architecture and leaf photosynthetic capacity in nitrogen-fertilized *Eucalyptus grandis* trees. *Tree Physiol* **21**:683-690.
- CRAMER, M; H-J HAWKINS & G VERBOOM. 2009. The importance of nutritional regulation of plant water flux. *Oecologia* **161**:15-24.
- CRUIZIAT, P; H COCHARD & T AMEGLIO. 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Ann. For. Sci.* **59**:723-752.
- DIGHTON, J; HE JONES & JM POSKITT. 1993. The use of nutrient bioassays to assess the response of

- Eucalyptus grandis* to fertilizer application. 1. Interaction between nitrogen, phosphorus and potassium in seedling nutrition. *Canadian Journal of Forest Research* **23**:1-6.
- DOMEC, JC; B LACHENBRUCH & FC MEINZER. 2006. Bordered pit structure and function determine spatial patterns of air-seeding thresholds in xylem of douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*; Pinaceae) trees. *American Journal of Botany* **93**:1588-1600.
- DURIEUX, RP; EJ KAMPRATH; WA JACKSON & RH MOLL. 1994. Root distribution of corn: the effect of nitrogen fertilization. *Agronomy Journal* **86**: 958-962.
- EWERS, BE; R OREN & JS SPERRY. 2000. Influence of nutrient versus water supply on hydraulic architecture and water balance in *Pinus taeda*. *Plant, Cell and Environment* **23**:1055-1066.
- EWERS, BE; R OREN; TJ ALBAUGH & PM DOUGHERTY. 1999. Carry-over effects of water and nutrient supply on water use of *Pinus taeda*. *Ecological Applications* **9**:513-525.
- EWERS, BE; R OREN; N PHILLIPS; M STROMGREN & S LINDER. 2001. Mean canopy stomatal conductance responses to water and nutrient availabilities in *Picea abies* and *Pinus taeda*. *Tree Physiol* **21**:841-850.
- FERNÁNDEZ, M; C NOVILLO & J PARDOS. 2006. Effects of water and nutrient availability in *Pinus pinaster* Ait. open pollinated families at an early age: growth, gas exchange and water relations. *New Forests* **31**:321-342.
- FERNÁNDEZ, RJ & JF REYNOLDS. 2000. Potential growth and drought tolerance of eight desert grasses: lack of a trade-off? *Oecologia* **123**:90-98.
- FISHER, R & D BINKLEY. 2000. *Ecology and Management of forest soils*: John Wiley and Sons Inc.
- GEORGE, E; B SEITH; C SCHAEFFER & H MARSCHNER. 1997. Responses of *Picea*, *Pinus* and *Pseudotsuga* roots to heterogeneous nutrient distribution in soil. *Tree Physiology* **17**:39-45.
- GLOSER, V; K LIBERA & CM ORIAN. 2008. Contrasting below- and aboveground responses of two deciduous trees to patchy nitrate availability. *Tree Physiology* **28**:37-44.
- GLOSER, V; P SEDLÁČEK & J GLOSER. 2009. Consequences of nitrogen deficiency induced by low external N concentration and by patchy N supply in *Picea abies* and *Thuja occidentalis*. *Trees - Structure and Function* **23**:1-9.
- GLOSER, V; MA ZWIENIECKI; CM ORIAN & NM HOLBROOK. 2007. Dynamic changes in root hydraulic properties in response to nitrate availability. *J. Exp. Bot.* **58**:2409-2415.
- GORSKA, A; Q YE; NM HOLBROOK & MA ZWIENIECKI. 2008a. Nitrate control of root hydraulic properties in plants: translating local information to whole plant response. *Plant Physiol.* **148**:1159-1167.
- GORSKA, A; A ZWIENIECKA; N MICHELE HOLBROOK & M ZWIENIECKI. 2008b. Nitrate induction of root hydraulic conductivity in maize is not correlated with aquaporin expression. *Planta* **228**(6):989-998.
- GRACIANO, C; JJ GUIAMET & JF GOYA. 2005. Impact of nitrogen and phosphorus fertilization on drought responses in *Eucalyptus grandis* seedlings. *Forest Ecology and Management* **212**:40-49.
- GRACIANO, C; JJ GUIAMET & JF GOYA. 2006a. Fertilization and water stress interactions in young *Eucalyptus grandis* plants. *Canadian Journal of Forest Research* **36**:1028-1034.
- GRACIANO, C; JF GOYA; JL FRANGI & JJ GUIAMET. 2006b. Fertilization with phosphorus increases soil nitrogen absorption in young plants of *Eucalyptus grandis*. *Forest Ecology and Management* **236**:202-210.
- GRACIANO, C; E TAMBUSI; E CASTÁN & J GUIAMET. 2009. Dry mass partitioning and nitrogen uptake by *Eucalyptus grandis* plants in response to localized or mixed application of phosphorus. *Plant and Soil* **319**:175-184.
- GREEN, TH & RJ MITCHELL. 1992. Effects of nitrogen on the response of loblolly pine to water stress I. Photosynthesis and stomatal conductance. *New Phytologist* **122**:627-633.
- GREEN, TH; RJ MITCHELL & DH GJERSTAD. 1994. Effects of nitrogen on the response of loblolly pine to drought. II. Biomass allocation and C:N balance. *New Phytologist* **128**:145-152.
- GUEHL, J-M; C FORT & A FERHI. 1995. Differential response of leaf conductance, carbon isotope discrimination and water-use efficiency to nitrogen deficiency in maritime pine and pedunculate oak plants. *New Phytologist* **131**:149-157.
- HARVEY, HP & R VAN DEN DRIESSCHE. 1997. Nutrition, xylem cavitation and drought resistance in hybrid poplar. *Tree Physiol* **17**:647-654.
- HARVEY, HP & R VAN DEN DRIESSCHE. 1999. Nitrogen and potassium effects on xylem cavitation and water-use efficiency in poplars. *Tree Physiol* **19**: 943-950.
- HERMANS, C; JP HAMMOND; PJ WHITE & N VERBRUGGEN. 2006. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends in Plant Science* **11**: 610-617.
- HODGE, A. 2006. Plastic plants and patchy soils. *Journal of Experimental Botany* **52**:401-411.
- HUTCHINGS, MJ & EA JOHN. 2004. The effects of environmental heterogeneity on root growth and root/shoot partitioning. *Annals of Botany* **94**:1-8.
- IMO, M & VR TIMMER. 1992. Growth, nutrient

- allocation and water relations of mesquite (*Prosopis chilensis*) seedlings at differing fertilization schedules. *Forest Ecology and Management* **55**: 279-294.
- JUDD, TS; PM ATTWILL & M ADAMS. 1996. Nutrient concentrations in *Eucalyptus*: a synthesis in relation to differences between taxa, sites and components. Pp. 123-153 en: Attwill, PM & M Adams (eds.). *Nutrition of Eucalypts*. Collingwood: CSIRO Publishing.
- KLEINER, KW; MD ABRAMS & JC SCHULTZ. 1992. The impact of water and nutrient deficiencies on the growth, gas exchange and water relations of red oak and chestnut oak. *Tree Physiology* **11**: 271-287.
- LI, Y-S; X-T MAO; Q-Y TIAN; L-H LI & W-H ZHANG. 2009. Phosphorus deficiency-induced reduction in root hydraulic conductivity in *Medicago falcata* is associated with ethylene production. *Environmental and Experimental Botany* **67**:172-177.
- LINKOHR, BI; LC WILLIAMSON; AH FITTER & HMO LEYSER. 2002. Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis*. *The Plant Journal* **29**:751-760.
- LÓPEZ-BUCIO, J; A CRUZ-RAMÍREZ & L HERRERA-ESTRELLA. 2003. The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Current Opinion in Plant Biology* **6**:280-287.
- LOVELOCK, CE; IC FELLER; KL MCKEE; BMJ ENGELBRECHT & MC BALL. 2004. The effect of nutrient enrichment on growth, photosynthesis and hydraulic conductance of dwarf mangroves in Panamá. *Functional Ecology* **18**:25-33.
- LOVELOCK, CE; MC BALL; IC FELLER; BMJ ENGELBRECHT & M LING EWE. 2006a. Variation in hydraulic conductivity of mangroves: Influence of species, salinity, and nitrogen and phosphorus availability. *Physiologia Plantarum* **127**:457-464.
- LOVELOCK, CE; IC FELLER; MC BALL; BMJ ENGELBRECHT & ML EWE. 2006b. Differences in plant function in phosphorus- and nitrogen-limited mangrove ecosystems. *New Phytologist* **172**:514-522.
- LOVELOCK, CE; MC BALL; B CHOAT; BMJ ENGELBRECHT; NM HOLBROOK; ET AL. 2006c. Linking physiological processes with mangrove forest structure: Phosphorus deficiency limits canopy development, hydraulic conductivity and photosynthetic carbon gain in dwarf *Rhizophora mangle*. *Plant, Cell and Environment* **29**:793-802.
- MARSCHNER, H. 1995. *Mineral nutrition of higher plants*. Amsterdam: Academic Press.
- MASEDA, PH & RJ FERNÁNDEZ. 2006. Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *J. Exp. Bot.* **57**:3963-3977.
- MCDOWELL, N; WT POCKMAN; CD ALLEN; DD BRESHEARS; N COBB; ET AL. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* **178**:719-739.
- MC ELRONE, AJ; J BICHLER; WT POCKMAN; RN ADDINGTON; CR LINDER; ET AL. 2007. Aquaporin-mediated changes in hydraulic conductivity of deep tree roots accessed via caves. *Plant, Cell and Environment* **30**:1411-1421.
- NEUMANN, G; T GEORGE & C PLASSARD. 2009. Strategies and methods for studying the rhizosphere - the plant science toolbox. *Plant and Soil* **321**:431-456.
- NEVES, JCL; JM GOMES & RF NOVAIS. 1990. Fertilização mineral de mudas de Eucalipto. Pp. 99-126 em: Barros, NF & RF Novais (eds.). *Relação solo-eucalipto*. Viçosa: Editora Folha de Viçosa.
- PATTERSON, TB; RD GUY & QL DANG. 1997. Whole-plant nitrogen- and water-relations traits, and their associated trade-offs, in adjacent muskeg and upland boreal spruce species. *Oecologia* **110**: 160-168.
- PHILLIPS, N; J BERGH; R OREN & S LINDER. 2001. Effects of nutrition and soil water availability on water use in a Norway spruce stand. *Tree Physiol* **21**: 851-860.
- RADIN, JW & LL PARKER. 1979a. Water relations of cotton plants under nitrogen deficiency: II. Environmental interactions on stomata. *Plant Physiol.* **64**:499-501.
- RADIN, JW & LL PARKER. 1979b. Water relations of cotton plants under nitrogen deficiency: I. Dependence upon leaf structure. *Plant Physiol.* **64**:495-498.
- RADIN, JW & JS BOYER. 1982. Control of leaf expansion by nitrogen nutrition in sunflower plants: role of hydraulic conductivity and turgor. *Plant Physiol.* **69**:771-775.
- RADIN, JW & MP EIDENBOCK. 1984. Hydraulic conductance as a factor limiting leaf expansion of phosphorus-deficient cotton plants. *Plant Physiol.* **75**:372-377.
- REICH, PB; MB WALTERS & TJ TABONE. 1989. Response of *Ulmus americana* seedlings to varying nitrogen and water status. 2 Water and nitrogen use efficiency in photosynthesis. *Tree Physiology* **5**: 173-184.
- SALISBURY, FB & CW ROSS. 1994. *Fisiología Vegetal*. México: Grupo Editorial Iberoamérica.
- Samuelson, LJ, TA Stokes. 2006. Transpiration and canopy stomatal conductance of 5-year-old loblolly pine in response to intensive management. *Forest Science* **52**:313-323.

- SAMUELSON, LJ; TA STOKES & MD COLEMAN. 2007. Influence of irrigation and fertilization on transpiration and hydraulic properties of *Populus deltoides*. *Tree Physiology* **27**:765-774.
- SAMUELSON, LJ; MG FARRIS; TA STOKES & MD COLEMAN. 2008a. Fertilization but not irrigation influences hydraulic traits in plantation-grown loblolly pine. *Forest Ecology and Management* **255**: 3331-3339.
- SAMUELSON, LJ; J BUTNOR; C MAIER; TA STOKES; K JOHNSON; ET AL. 2008b. Growth and physiology of loblolly pine in response to long-term resource management: Defining growth potential in the southern United States. *Canadian Journal of Forest Research* **38**:721-732.
- SANDS, R & DR MULLIGAN. 1990. Water and nutrient dynamics and tree growth. *Forest Ecology and Management* **30**:91-111.
- SCHOLZ, FG; SJ BUCCI; G GOLDSTEIN; FC MEINZER; AC FRANCO; ET AL. 2007. Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. *Tree Physiol.* **27**:551-559.
- SMITH, KT & WC SHORTLE. 2001. Conservation of element concentration in xylem sap of red spruce. *Trees* **15**:148-153.
- STAPE, JL; D BINKLEY & MG RYAN. 2004. Eucalyptus production and the supply, use and efficiency of use of water, light and nitrogen across a geographic gradient in Brazil. *Forest Ecology and Management* **193**:17-31.
- STONEMAN, GL; DS CROMBIE; K WHITFORD; FJ HINGSTON; R GILES; ET AL. 1996. Growth and water relations of *Eucalyptus marginata* (jarrah) stands in response to thinning and fertilization. *Tree Physiology* **16**:267-274.
- TAIZ, L & E ZEIGER. 2003. *Plant physiology*. Sunderland: Sinauer Associates, Inc.
- TYREE, MC; JR SEILER & CA MAIER. 2009. Short-term impacts of nutrient manipulations on leaf gas exchange and biomass partitioning in contrasting 2-year-old *Pinus taeda* clones during seedling establishment. *Forest Ecology and Management* **257**:1847-1858.
- VANDELEUR, RK; G MAYO; MC SHELLEN; M GILLIHAM; BN KAISER; ET AL. 2009. The role of plasma membrane intrinsic protein aquaporins in water transport through roots: diurnal and drought stress responses reveal different strategies between isohydric and anisohydric cultivars of grapevine. *Plant Physiol.* **149**:445-460.
- VILELA, AE; MJ RENNELLA & DA RAVETTA. 2003. Responses of tree-type and shrub-type *Prosopis* (Mimosaceae) taxa to water and nitrogen availabilities. *Forest Ecology and Management* **186**: 327-337.
- WALTER, A; R FEIL & U SCHURR. 2003. Expansion dynamics, metabolite composition and substance transfer of the primary root growth zone of *Zea mays* L. grown in different external nutrient availabilities. *Plant, Cell & Environment* **26**:1451-1466.
- WELANDER, NT & B OTTOSSON. 2000. The influence of low light, drought and fertilization on transpiration and growth in young seedlings of *Quercus robur* L. *Forest Ecology and Management* **127**:139-151.
- WULLSCHLEGER, SD; FC MEINZER & RA VERTESSY. 1998. A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiology* **18**:499-512.
- ZHANG, H & BG FORDE. 2000. Regulation of *Arabidopsis* root development by nitrate availability. *Journal of Experimental Botany* **51**: 51-59.
- ZHANG, H; H RONG & D PILBEAM. 2007. Signalling mechanisms underlying the morphological responses of the root system to nitrogen in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany* **58**:2329-2338.
- ZWIENIECKI, MA; PJ MELCHER & MN HOLBROOK. 2001. Hydrogel control of xylem hydraulic resistance in plants. *Science* **291**:1059-1062.