

Respuestas fisiológicas y morfológicas de plantas de mora (*Rubus* sp.) sometidas a estrés por viento inducido

Physiological and morphological responses of blackberry (*Rubus* sp.) plants to wind-induced stress



FÁNOR CASIERRA-POSADA^{1, 2}
OSCAR E. AGUILAR-AVENDAÑO¹

Fruto de mora cultivada cerca de Fusagasugá, Colombia.
Foto: G. Fischer

RESUMEN

Cuando las plantas se exponen a agentes ambientales causales de estrés, como el viento, van a producir ciertas alteraciones: de orden físico (rompimiento de sus estructuras, desecación del follaje, etc.); de orden morfológico, denominadas respuestas tigmomorfogénicas, y de orden fisiológico como modificaciones en el patrón de distribución de materia seca (MS) o en sus relaciones hídricas. Con el fin de determinar el grado de respuesta de plantas de mora a la estimulación por viento, se llevó a cabo un ensayo bajo condiciones controladas de laboratorio. Dos grupos de plantas fueron sometidos a ventilación artificial a velocidades 2 y 4 m s⁻¹, adicionalmente se contó con un grupo de plantas testigo, las cuales no fueron afectadas por el estímulo. Se determinó el patrón de distribución de MS, la evapotranspiración, la eficiencia agronómica en el uso del agua (g MS/L H₂O) y el contenido relativo de humedad. El viento modificó la forma en que las plantas distribuyeron su MS. Las plantas influenciadas por ventilación artificial asignaron a ramas y hojas más fotoasimilados que a los órganos reproductivos. Hubo una tendencia a incrementarse la evapotranspiración con el aumento del nivel de estrés. La eficiencia agronómica en el uso del agua y el contenido relativo de humedad de las plantas disminuyeron significativamente a medida que aumentaba la velocidad del viento. Las plantas de mora mostraron alta sensibilidad al viento particularmente en la alteración de sus relaciones hídricas. El hecho de que las plantas dirigieron más fotosintatos a órganos estructurales que reproductivos es una evidencia de tigmomorfogénesis en esta especie.

¹ Grupo de Investigación Ecofisiología Vegetal, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC), Tunja (Colombia).

² Autor para correspondencia. fanor.casierra@uptc.edu.co

Palabras clave adicionales: viento-inducido, tigmomorfogénesis, contenido relativo de humedad, eficiencia agronómica en el uso del agua.

ABSTRACT

The effects on plants of wind-induced stress may be physical –breakage of structural organs, desiccation of foliage, etc.– morphological –thigmomorphogenic responses– and physiological –changes in the distribution pattern of dry matter, or modifications in plant water relations–. This research was carried out under laboratory conditions to evaluate the response of blackberry plants to wind stress. Three groups of plants were subjected to artificial ventilation at speeds of 2 and 4 m s⁻¹ or left untreated. The distribution pattern of dry matter (DM), evapotranspiration, water use efficiency (g DM/L H₂O), and relative water content were measured. Results showed that wind changed the way dry matter was distributed within the plants. The exposed to wind allocated more photoassimilates to branches and leaves than to reproductive organs compared to unexposed plants. Stress level shifts were observed to determine concomitant evaporation increases. Water use efficiency and relative water content of plants decreased significantly at increasing wind speed. In summary, blackberry plants showed high sensitivity to wind, especially through alteration of water relations. The fact that plants allocated more photoassimilates to structural than to reproductive organs is evidence of thigmomorphogenic response in this species.

Additional keywords: wind-induced, thigmomorphogenesis, relative water content, agronomic water use efficiency.

Fecha de recepción: 04-02-2008

Aprobado para publicación: 03-06-2008

INTRODUCCIÓN

El cultivo de mora (*Rubus* sp.) es uno de los cultivos frutícolas promisorios y más importantes con los que cuenta el sector agrícola colombiano. Se estima que el área nacional destinada a este cultivo en 2007 fue de aproximadamente 10.229 ha, con un volumen de total producción de 97.936 t de fruta. Los rendimientos en el país, bajo condiciones óptimas, varían de 6 a 16 t con un promedio de 9,6 t ha⁻¹ (Agronet, 2008).

Se sabe que en la naturaleza existen diversos factores que inducen condiciones de estrés en las plantas; el viento es posiblemente el principal agente ambiental, responsable de propiciar estrés de orden mecánico, el cual potencialmente induce cambios morfológicos o fisiológicos, orientados a la adaptación de las plantas sometidas a este factor de estrés. Estos cambios pueden asociarse en la planta con ajustes fisiológicos, bien

sea una redistribución de los fotoasimilados, en orden de evitar fallas estructurales en la planta, o por otra parte, se pueden presentar alteraciones en el balance osmótico del vegetal para impedir su deshidratación (Schulze *et al.*, 2005).

Los cambios morfológicos parecen estar relacionados casualmente a los cambios en la función de varios sistemas en la planta. Por ejemplo, la inhibición del crecimiento debido a perturbaciones mecánicas puede deberse en parte a una disminución en la producción de nuevos fotosintatos (Grace y Thompson, 1973) y a un incremento en la reducción de fotosintatos por el proceso respiratorio (Todd *et al.*, 1972).

Los vientos fuertes pueden ocasionar daños severos en plantas de importancia agrícola. Los efectos de corrientes de viento pueden resultar en una rápida desecación del follaje o del hipocótilo. Cuando esto ocurre en plántulas jóvenes, éstas pueden volcarse y morir. Si las condiciones del estrés son muy fuertes, pueden dar pie a lesiones físicas las cuales pueden resultar en daños al follaje o en el rompimiento de tallos o ramas (Fischer, 2000).

La transpiración en las plantas ocurre a través de los estomas o por difusión a través de otros tejidos superficiales. Muchas de las superficies en las plantas se encuentran cubiertas con una barrera cerosa que le permite a la planta mantener las pérdidas de agua al mínimo. Los daños a esta barrera pueden ser ocasionados por la fricción de las plantas unas con otras mediante la acción del viento. El daño inicial que pueda ocasionar la corriente de aire se ve limitado a la acción de disturbar la defensa cerosa, pero eventualmente las tasas de transpiración se irán a ver afectadas (Pitcairn *et al.*, 1986).

En algunas localidades colombianas, el cultivo de mora se establece en terrenos pendientes, donde el flujo de corrientes fuertes de viento es alto, exponiendo a las plantas a este agente causante de estrés.

Este trabajo está orientado a determinar el efecto de corrientes fuertes de viento sobre posibles cambios morfológicos o fisiológicos, conocidos como respuesta tigmomorfogénicas en plantas de mora, mantenidas bajo condiciones de cámara de crecimiento.

METODOLOGÍA

El ensayo se llevó a cabo en una cámara de crecimiento (fitotrón) en la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia en Tunja, Colombia, ubicada a 2.690 msnm. Se controlaron las condiciones ambientales calculadas para el desarrollo del ensayo: temperatura promedio 21,8°C, humedad relativa 81,2% y flujo fotónico fotosintético equivalente a 49,7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, proveniente de luz natural a través de teja plástica.

Se evaluaron plantas de mora sin espinas (*Rubus* sp.), de una edad cercana a dos meses, obtenidas a partir de acodos aéreos. Las plantas permanecieron en bolsas plásticas con capacidad de 4 kg. Con el fin de trabajar con un material uniforme, se eliminaron los brotes basales de las plantas, dejando un solo un brote principal, manejando una altura uniforme.

Una vez homogeneizado el material vegetal, se procedió a separarlo aleatoriamente en tres grupos de 10 plantas. Cada uno de los grupos de plantas fue expuesto individualmente a una velocidad de viento-inducido, proveniente de ventilación artificial. Mediante la implementación de un anemómetro, se establecieron las diferentes velocidades de viento.

Un primer grupo de plantas se expuso a una velocidad de viento de 2 m s^{-1} , un segundo grupo a una velocidad de 4 m s^{-1} y, finalmente, se contó con un tercer grupo (plantas testigo), el cual no estuvo expuesto a la ventilación. Para los primeros dos grupos se determinó un promedio de 6

h de exposición por día al estímulo, logrando de esta manera una estimulación considerable de las ramas y las hojas.

Como variables respuesta se determinaron: la asignación y distribución de materia seca, la evapotranspiración, la eficiencia agronómica en el uso del agua y el contenido relativo de humedad.

El peso seco de los tejidos vegetales se determinó con la ayuda de una estufa calibrada a 70°C durante 24 h, hasta peso constante. A partir de los pesos secos de los diferentes órganos, fue posible establecer los patrones de distribución de materia seca para los diferentes tratamientos. La evapotranspiración se determinó mediante la adición del volumen de agua faltante respecto a un peso de saturación, agregada en cada riego durante todo el ensayo, con base en la evapotranspiración fue posible calcular la cantidad necesaria en litros para producir un gramo de materia seca (eficiencia agronómica en el uso del agua) (Feddes, 1985). De acuerdo con la metodología propuesta por Barr y Weatherley (1962), un estimativo que permite conocer el estatus hídrico de la planta, en condiciones de un posible déficit hídrico en las células. El método consistió en tomar muestras de tejidos foliares y rápidamente determinar el peso del trozo de hoja, posteriormente se hidrataron a plena saturación durante 24 h en cajas de Petri con papel filtro saturado de agua desionizada. Luego de 4 h se halló el peso de las muestras foliares en plena saturación. Finalmente se halló el peso seco de la muestra. Con los datos obtenidos, se calculó el contenido relativo de humedad mediante la fórmula $RWC (\%) = [(W-DW) / (TW-DW)] \times 100$; en la cual W – peso de la muestra en fresco, TW – peso de la muestra saturada, DW – peso seco de la muestra.

El arreglo factorial del experimento fue de un diseño estadístico completamente al azar con 10 replicaciones por tratamiento y una planta como unidad experimental. Los resultados obtenidos fueron sometidos a un análisis de variancia (Anova), las pruebas de comparación múlti-

ple halladas mediante la prueba de Tukey. Los análisis estadísticos se realizaron con la versión 11.5.1 de SPSS® (Statistical Product and Service Solutions, Chicago, IL).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Distribución de materia seca

Se encontró que la ganancia y distribución de carbono fueron afectadas por la velocidad del viento, la cual tuvo un efecto sobre la proporción en la cual se distribuyen los fotosintatos en los diferentes órganos de la planta (figura 1). La MS asignada a las raíces fue mayor (39,9%) en las plantas que no fueron influenciadas por la ventilación, en cambio, aquellas sometidas a las velocidades de viento 2 y 4 m s⁻¹ asignaron gradualmente carbono en menor porcentaje 37,3 y 33,4%, respectivamente. Por otra parte, la distribución de fotosintatos a las ramas se mostró favorecida por la acción de las corrientes de viento; en promedio la distribución de materia seca a estos órganos para las dos velocidades de viento fue de 26,76%, mientras que en las plantas que no estuvieron expuestas al estrés la distribución de MS se mostró en menor proporción (21,5%). De la misma forma que en las ramas, la distribución de fotoasimilados a las hojas incrementó gracias a la acción del viento. El máximo nivel de exposición al estrés aumentó el porcentaje de materia seca distribuido a las hojas (36,4%), en cambio en las plantas control y las sometidas a una velocidad de viento 2 m s⁻¹ indicaron menor porcentaje de carbono asignado a hojas (32,0%). Si bien la distribución de materia seca en órganos aéreos de la planta como ramas y hojas incrementó gradualmente con la velocidad del viento, no ocurrió lo mismo con los órganos reproductivos (flores y frutos), por el contrario, aparentemente las plantas, al encontrarse sometidas a condiciones de estrés, asignaron una menor cantidad de fotosintatos a estos órganos. La MS acumulada en botones florales, flores y frutos se redujo a 3,8 y 2,4%, con el flujo de viento a velocidad 2 y 4 m

s⁻¹, respectivamente. El grupo de plantas que no estaba afectado por el estímulo mostró el valor más alto de carbono acumulado en dichos órganos (5,9%).

Un incremento en el material estructural de la planta es una respuesta directa al estrés mecánico causado por el movimiento de los diferentes órganos aéreos de las plantas. Muchas especies de plantas responden a la agitación o a la frotación mediante una reducción en la extensión del crecimiento, acompañada de cambios que aumentan la fortaleza mecánica de la planta (Neel y Harris, 1971; Jaffe, 1973; Rees y Grace, 1980a; Rees y Grace, 1980b; Grace *et al.*, 1982) –fenómeno comúnmente conocido como respuestas tigmomorfogénicas.

De acuerdo con los resultados obtenidos, es posible señalar que la estimulación provocada por el viento alteró la forma de asignación de fotoasimilados en las plantas (figura 1). Resultados similares han sido reportados en *Brassica napus*, en la cual la simple estimulación mecánica modifi-

có el patrón de distribución de carbono en esta especie (Cipollini, 1999).

La asignación de carbono en respuesta a la estimulación mecánica es conocida en árboles jóvenes de *Cecropia schreberiana* bajo dos regímenes de viento (Cordero, 1999), en los cuales la exposición al viento produjo severas respuestas tigmomorfogénicas, incluyendo reducciones en la estatura de la planta, alteraciones en los patrones de asignación de carbono, abrasión y epinastias en las hojas.

Es probable que el costo en términos de carbón y nutrientes, que implica una mayor asignación y distribución de fotoasimilados a órganos aéreos, impidiendo fallas mecánicas del vegetal, se vea reflejado en una reducción de su eficiencia reproductiva, como se pudo observar en el ensayo (figura 1). Así como lo muestran los resultados obtenidos en este ensayo, junto con otras investigaciones, se reporta que la estimulación mecánica a través del viento retrasa la floración de las plantas y esto reduce sobre todo su crecimiento

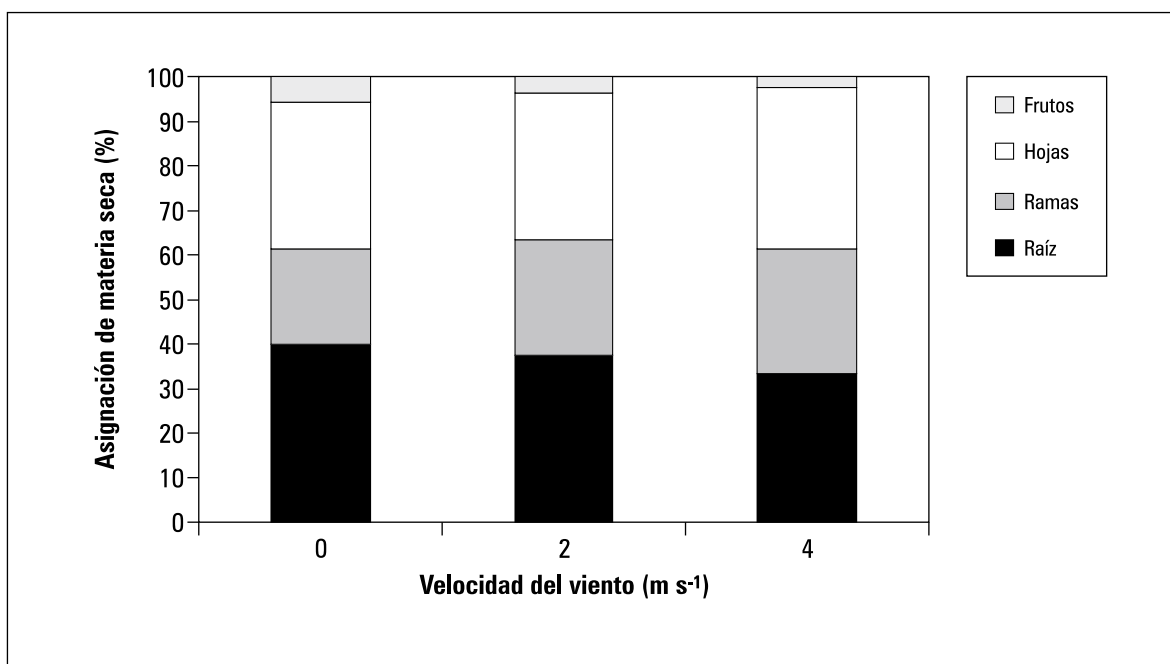


Figura 1: Asignación y distribución de materia seca a los diferentes órganos de plantas de mora (*Rubus sp.*) sometidas a estrés mecánico causado por diferentes velocidades de viento–inducido.

reproductivo (Whitehead, 1962; Henry y Thomas, 2002; Anten *et al.*, 2005).

Friedrich y Fischer (2000) reportaron que movimientos suaves de $1,7 \text{ m s}^{-1}$ fueron óptimos para la producción de materia seca en frutales caducifolios, puesto que un viento demasiado calmado puede conducir a un empobrecimiento del CO_2 alrededor de la hoja, mientras que corrientes de viento alrededor del valor mencionado incrementan la transpiración y aumentan el exceso de calor en las hojas.

Evapotranspiración

El consumo de agua por parte de las plantas, así como su pérdida por evaporación y por transpiración, no estuvo afectado significativamente por

el viento; sin embargo, fue posible observar un incremento promedio de cerca del 5% de la evapotranspiración cuando las plantas fueron sometidas a la ventilación artificial en comparación con el grupo de plantas que no fueron sometidas al estímulo (figura 2).

Un aumento en la evapotranspiración indica la tasa a la cual el flujo de vapor de agua de una hoja es afectada por la turbulencia del viento. Este aire turbulento transporta el agua lejos de las hojas hacia la atmósfera. De esta forma, es posible afirmar que el viento afecta la evapotranspiración considerablemente.

El incremento de la pérdida de agua en las plantas afectadas por el estrés por viento se puede atribuir a tres factores: el aumento de la conduc-

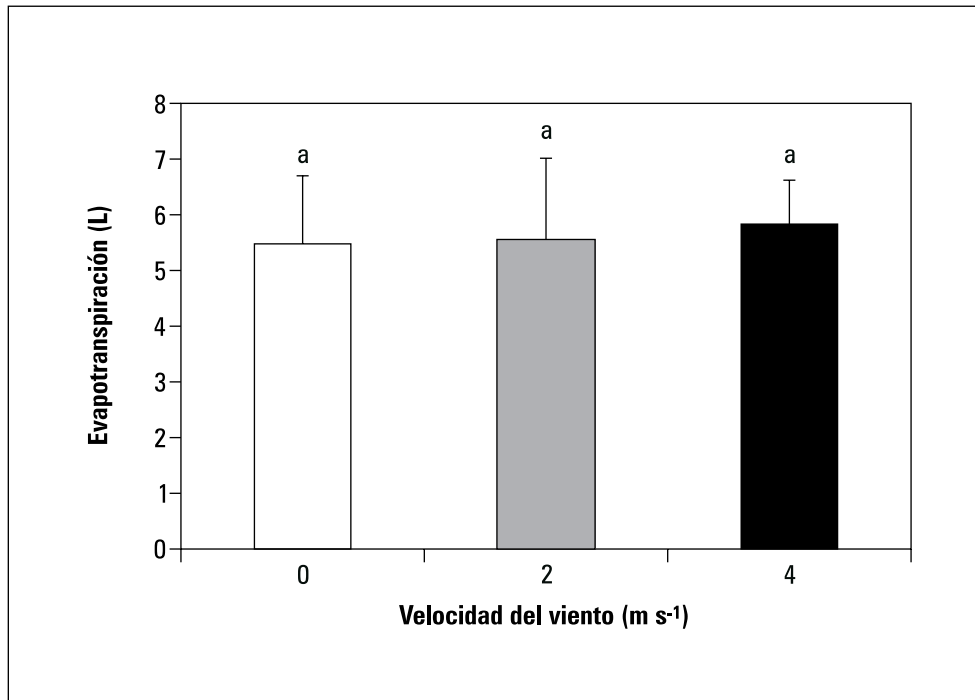


Figura 2. Evapotranspiración en plantas de mora (*Rubus sp.*) sometidas a estrés mecánico causado por diferentes velocidades de viento-inducido. Promedios con letras distintas indican diferencia significativa según la prueba de Tukey ($P \leq 0,01$), las barras sobre las columnas indican la desviación estándar.

tancia estomática, la abrasión de las barreras de vapor y los efectos del viento sobre la transpiración. Sólo las dos primeras son una respuesta directa de las plantas a los efectos del viento y sólo la primera es el resultado de cambios morfológicos (Cleugh *et al.*, 1998); sin embargo, corrientes suaves de viento, cerca de $1,7 \text{ m s}^{-1}$, tendrían un efecto favorable para las plantas, mediante un incremento moderado en la tasa de transpiración y la reducción del sobrecalentamiento de las hojas, como lo describen Friedrich y Fischer (2000).

Aunque la transpiración de una hoja es predominantemente una función de la cantidad de energía recibida por la hoja, el viento puede influir en la manera en que la hoja pierde energía, y, por tanto, puede afectar significativamente la transpiración. El viento influye en la transpiración mediante la remoción de la llamada capa de saturación del aire superficial de la hoja, así como por el cambio en la temperatura de la hoja (Woolley, 1960). Existen también otros mecanismos por los cuales el viento puede afectar la transpiración, como: a) disminución de la presión del aire sobre el borde lateral de la hoja, causando el aumento en la evaporación de este lado; b) ventilación de los espacios intracelulares; c) flexión de las hojas en el viento, provocando la compresión de los espacios intracelulares y el consiguiente bombeo de aire saturado fuera de los estomas (Woolley, 1960).

Eficiencia agronómica del uso del agua

Al cuantificar en gramos la MS que produjeron las plantas por un litro de agua consumida (eficiencia agronómica del uso del agua), se evidenció que existe un efecto significativo del viento sobre la eficiencia agronómica del uso del agua. Las plantas control se mostraron las más eficientes ($3,58 \text{ g L}^{-1}$) en comparación con aquellas sometidas a la ventilación. La producción de fitomasa se vio reducida en 29,44% en el grupo de

plantas sometidas a velocidad del viento 4 m s^{-1} . Para la velocidad de viento 2 m s^{-1} , la eficiencia agronómica en el uso del agua se redujo en un 11,47% respecto a la reportada en las plantas sin ventilación artificial (figura 3).

En general, las plantas expuestas al viento presentan cambios anatómicos y morfológicos que se asemejan a aquellos encontrados en especies tolerantes al estrés por sequía, aparentemente diferentes, pero con la funcionalidad en términos de control del uso del agua. Las plantas bajo condiciones de estrés por sequía tienden a ser usuarios parsimoniosos del agua, mientras que las afectadas por el estrés por viento tienden a ser más derrochadoras. Como se reporta en la presente investigación, al inducir las plantas al viento, éstas van a presentar gradualmente al nivel de exposición al estrés, menor eficiencia en el uso del agua, comparadas con las plantas no estimuladas por el viento (figura 3).

La eficiencia en el uso del agua relaciona toda la cantidad de carbono adquirido por la planta (Briggs y Shantz, 1913; Blum 2005). Sin embargo, es difícil medir de manera experimental el agua transpirada por las plantas. Por tal razón, la eficiencia agronómica del uso del agua constituye un estimativo más práctico, ya que relaciona la biomasa total con el agua evapotranspirada.

Diversos estudios han detallado el uso del agua que hacen las plantas bajo condiciones de viento-inducido. Barker *et al.* (1989) encontraron que plantas de algodón expuestas a corrientes de viento fueron más pequeñas, presentaron menor área foliar y, por tanto, fueron menos eficientes en el uso del agua que aquellas plantas que crecieron en condiciones tranquilas. Comportamiento similar fue presentado (Finnell, 1928), en el cual se encontró que con velocidades de viento de 7 m s^{-1} varias especies vegetales redujeron su crecimiento, pero asimismo incrementaron el uso del agua.

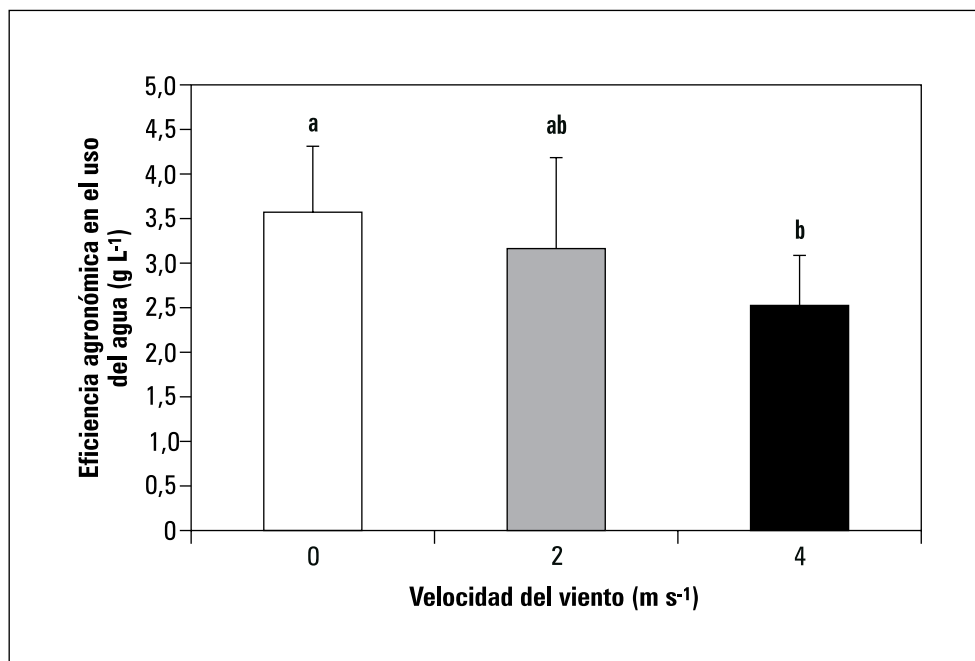


Figura 3. Eficiencia agronomica en el uso del agua en plantas de mora (*Rubus* sp.) sometidas a estrés mecánico causado por diferentes velocidades de viento-inducido. Promedios con letras distintas indican diferencia significativa según la prueba de Tukey ($P \leq 0,01$), las barras sobre las columnas indican la desviación estándar.

Contenido relativo de humedad

Al determinar el estado hídrico de las plantas bajo condiciones de estrés, se encontraron diferencias altamente significativas ($P \leq 0,01$) en el contenido de humedad de los tejidos. Las plantas control, las cuales no estuvieron influenciadas por la ventilación artificial, revelaron un contenido de humedad de 82,89%, mientras que las plantas sometidas a las corrientes de aire presentaron niveles de desecación. Se observó un contenido de humedad de 53,92% para las plantas que se encontraban estimuladas a una velocidad de viento de 2 m s⁻¹. El mayor nivel de desecación se observó en el grupo de plantas que se encontraban bajo la acción del viento a mayor velocidad (4 m s⁻¹), el contenido de humedad en este grupo de plantas fue menor (46,6%) y se mostró a la mitad del que revelaron las plantas control (figura 4).

Uno de los primeros síntomas de la deficiencia de agua en los tejidos de las plantas es la disminu-

ción del contenido relativo de agua. La reducción en el contenido relativo de humedad en plantas bajo condiciones de estrés puede estar asociada con la disminución en la energía de las plantas y se ha observado en muchas especies (Lopez *et al.*, 2002; Halder y Burrage, 2003).

El contenido relativo de humedad representa un indicador útil del estado del balance hídrico de una planta, fundamentalmente debido a que expresa la cantidad absoluta de agua que requiere la planta para alcanzar su plena saturación artificial (González y González-Vilar, 2001). La capacidad de las plantas para sobrevivir a un grave déficit de agua depende de su capacidad para limitar la pérdida de agua a través de la epidermis de la hoja después que los estomas han alcanzado una apertura mínima (El Jaafari, 2000).

El viento tiene una influencia directa en la desecación de los tejidos, como se pudo evidenciar en el presente ensayo (figura 4).

Los valores normales del contenido relativo de humedad oscilan entre el 98%, en hojas turgentes, y cerca del 40% en tejidos severamente desecados y hojas muertas. En la mayoría de las especies cultivadas, el contenido de humedad típico de las plantas que se encuentran cerca a la marchitez es de 60% a 70%.

Bajo condiciones de estrés ambiental, las membranas de la planta están sujetas a cambios asociados a menudo con el incremento en la permeabilidad y la pérdida de la integridad (Blokina *et al.*, 2003).

CONCLUSIONES

- Las plantas de mora presentaron un alto grado de respuesta fisiológica a la estimulación por viento. Las relaciones hídricas se vieron comprometidas, particularmente aquellas relacionadas con la eficiencia en la producción de

biomasa, así como el contenido de humedad de los tejidos. Por su parte, existe la evidencia de respuestas tigmomorfogénicas en esta especie, dado que se alteraron los patrones de distribución de materia seca, en los cuales se evidenció un direccionamiento superior de fotoasimilados a órganos estructurales (ramas y hojas), evitando de esta forma posibles fallas mecánicas del vegetal, mientras que la biomasa acumulada en órganos reproductivos y frutos se redujo gracias a la acción del viento.

- El establecimiento del cultivo de mora en zonas donde la acción de fuertes corrientes de viento probablemente limitará el rendimiento y la producción del cultivo. Se hace necesaria entonces la evaluación de medidas que permitan controlar el efecto de este estímulo sobre las plantas, como la instalación de rompevientos, o el manejo de las densidades de siembra, de modo que las plantas se escuden unas a otras, reduciendo la posibilidad de alteraciones morfológicas y fisiológicas.

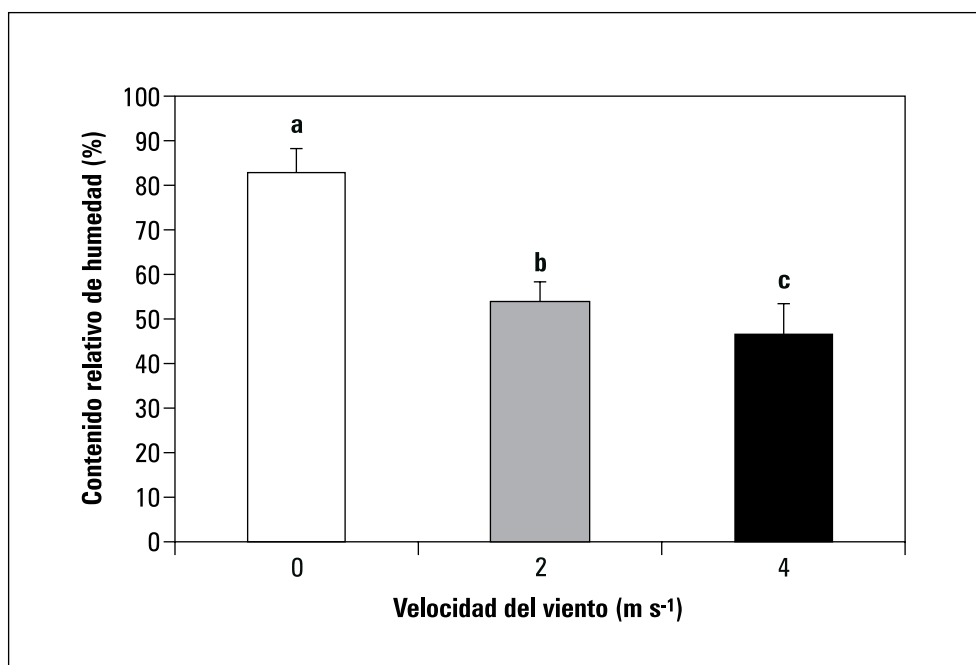
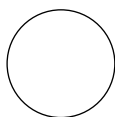


Figura 4. Contenido de humedad en plantas de mora (*Rubus* sp.) sometidas a estrés mecánico causado por diferentes velocidades de viento–inducido. Promedios con letras distintas indican diferencia significativa según la prueba de Tukey ($P \leq 0,01$), las barras sobre las columnas indican la desviación estándar.

- Es posible que en la implementación de barreras rompevientos no sólo sus resultados se vean reflejados en la reducción de los daños directos del viento, sino que, a su vez, puedan

mejorar el rendimiento y la calidad de un cultivo, ya que potencialmente modificarían las condiciones, creando un microclima favorable para su desarrollo.



REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agronet. 2008. Área cosechada, producción y rendimiento de mora, 1992-2007. En: <http://www.agronet.gov.co>; consulta: 28 de mayo de 2008.
- Anten, N.P.R.; R. Casado-García y H. Nagashima. 2005. Effects of mechanical stress and plant density on mechanical characteristics, growth and lifetime reproduction of tobacco plants. *Amer. Naturalist* 166, 650-660.
- Barker, G.L.; J.L. Hatfield y D.F. Wanjura. 1989. Influence of wind on cotton growth and yield. *Transact. ASAE* 32(1), 97-104.
- Barr, H.D. y P.E. Weatherley. 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves. *Aust. J. Biol. Sci.* 15, 413-428.
- Blokhina, O.; E. Virolainen y K.V. Fagerstedt. 2003. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress. *Ann. Bot.* 91, 179-194.
- Blum, A. 2005. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential - are they compatible, dissonant, or mutually exclusive. *Aust. J. Agr. Res.* 56, 1159-1168.
- Briggs, L.J. y H.L. Shantz. 1913. The water requirements of plants. II. A review of the literature. *USDA Bur. Plant Ind. Bull.* 284, 1-96.
- Cipollini, D.F. 1999. Costs to flowering of the production of a mechanically hardened phenotype in *Brassica napus* L. *Intl. J. Plant Sci.* 160, 735-741.
- Cleugh, H.A.; J.M. Miller y M. Böhm. 1998. Direct mechanical effects of wind on crops. *Agrofor. Syst.* 41, 85-112.
- Cordero, R.A. 1999. Ecophysiology of *Cecropia schreberiana* saplings in two wind regimes in an elfin cloud forest: growth, gas exchange, architecture and stem biomechanics. *Tree Physiol.* 19, 153-163.
- El Jaafari, S. 2000. Durum wheat breeding for abiotic stresses resistance: defining physiological traits and criteria. *Options Méditerranéennes Serie A* 40, 251-256.
- Feddes, R.A. 1985. Cropwater use and dry matter production: state of the art. pp. 221-234. En: *Les besoins en eau des cultures. Conference Internationale. September 11-14, 1984. París.*
- Finnell, H.H. 1928. Effect of wind on plant growth. *J. Amer. Soc. Agron.* 20(11), 1206-1210.
- Fischer, G. 2000. Efecto de las condiciones en precosecha sobre la calidad poscosecha de los frutos. *Rev. Colmalfi* 27(1-2), 39-50.
- Friedrich, G. y M. Fischer. 2000. *Physiologische Grundlagen des Obstbaues.* Ulmer Verlag, Stuttgart, Alemania.
- González, L. y M. González-Vilar. 2001. Determination of relative water content. pp. 207-212. En: Reigosa, M.J. (ed). *Handbook of plant ecophysiology techniques.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands..
- Grace, J. y J.R. Thompson. 1973. The after-effect of wind on the photosynthesis and transpiration of *Festuca arundinacea*. *Physiol. Plant.* 28, 541-547.
- Grace, J.; C.E.R. Pitcairn; G. Russell y M. Dixon. 1982. The effects of shaking on the growth and water relations of *Festuca arundinacea* Schreb. *Ann. Bot.* 49, 207-215.
- Halder, K.P. y S.W. Burrage. 2003. Drought stress effects on water relations of rice grown in nutrient film technique. *Pakistan J. Biol. Sci.* 6, 441-444.
- Henry, H.A.L. y S.C. Thomas. 2002. Interactive effects of lateral shade and wind on stem allometry, biomass allocation and mechanical stability in *Abutilon theophrasti* (Malvaceae). *Amer. J. Bot.* 89, 1609-1615.
- Jaffe, M.J. 1973. Thigmomorphogenesis: the response of plant growth and development to mechanical stimulation. *Planta* 114, 143-157.

- López, C.M.L.; H. Takahashi y S. Yamazaki. 2002. Plant water relations of kidney bean plants treated with NaCl and foliarly applied glycinebetaine. *J. Agron. Crop Sci.* 188, 73-80.
- Neel, P.L. y R.W. Harris. 1971. Motion-induced inhibition of elongation and induction of dormancy in liquidambar. *Sci.* 173, 58-59.
- Pitcairn, C.E.R.; C.E. Jeffree y J. Grace. 1986. Influence of polishing and abrasion on the diffusive conductance of leaf surface of *Festuca arundinacea* Schreb. *Plant Cell Environ.* 9, 191-196.
- Rees, D.J. y J. Grace. 1980a. The effect of wind on the extension growth of *Pinus contorta* Douglas. *Forestry* 53, 145-153.
- Rees, D.J. y J. Grace. 1980b. The effect of shaking on the extension growth of *Pinus contorta* Douglas. *Forestry* 53, 154-166.
- Schulze, E.-D.; E. Beck y K. Müller-Hohenstein. 2005. *Plant ecology*. Springer Verlag, Heidelberg, Alemania.
- Todd, G.W.; D.L. Chadwick y S.D. Tsai. 1972. Effect of wind on plant respiration. *Physiol. Plant.* 27, 342-346.
- Whitehead, F.H. 1962. Experimental studies of the effect of wind on plant growth and anatomy II. *Helianthus annuus*. *New Phytol.* 61, 59-62.
- Woolley, J.T. 1960. Mechanisms by which wind influences transpiration. *Plant Physiol.* 36, 112-114.