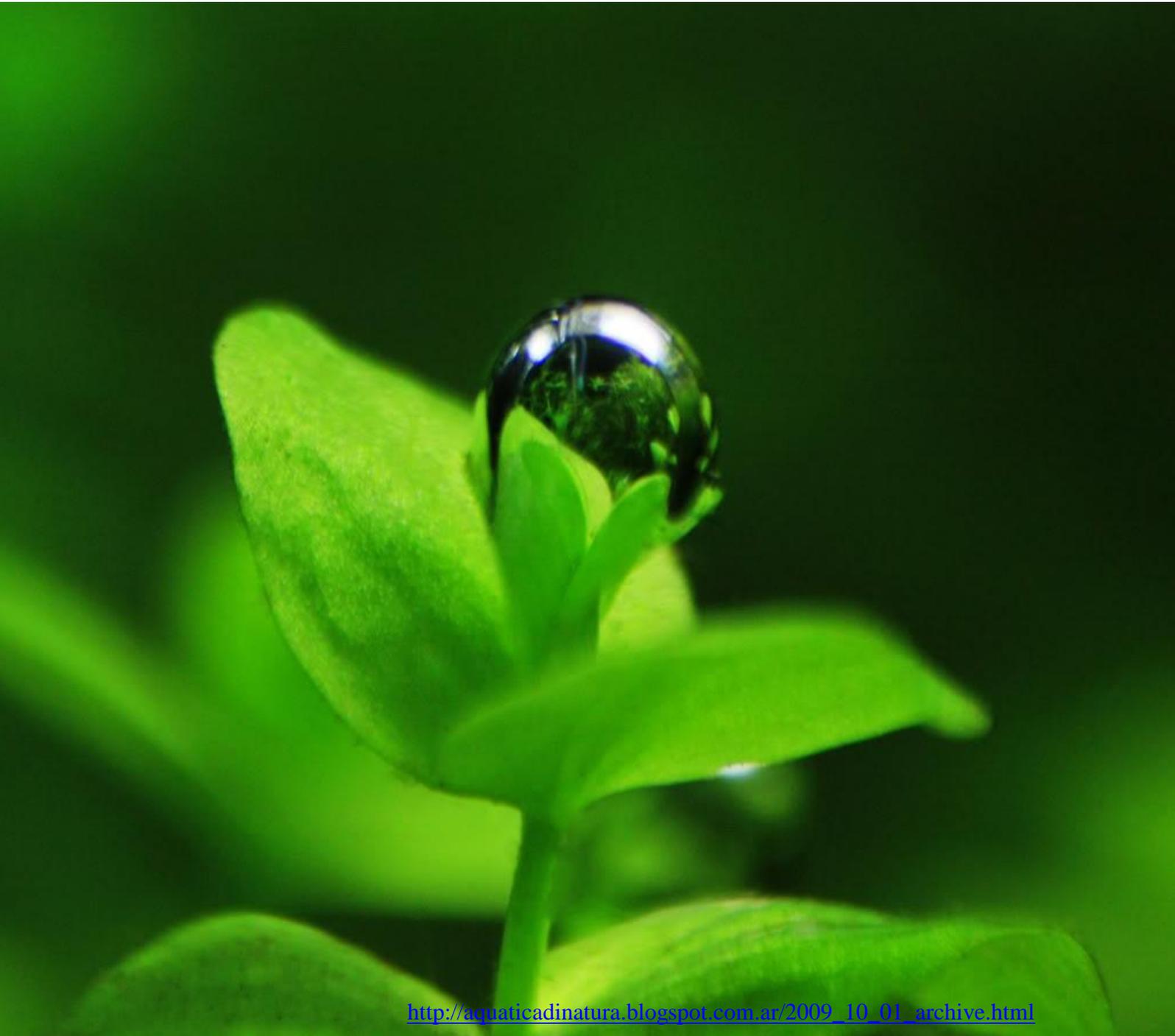


UNIDAD II

ECONOMIA HIDRICA- Características y propiedades del agua. Relaciones hídricas en la célula. Potencial hídrico. Potencial osmótico, osmolaridad. El agua en el suelo. Absorción de agua por las raíces. Transporte de agua por la planta. Mecanismos y vías de transporte. Factores que influyen en la absorción y el transporte. Pérdida de agua, transpiración, gutación. Estomas. Medición de la transpiración. Factores que influyen en la transpiración. Adaptaciones de las plantas a los ambientes áridos.



1. AGUA

Si comparamos al agua con otros hidruros, deberíamos encontrarla en estado gaseoso a la temperatura ambiente, sus puntos de fusión y ebullición serían más bajos, así como otras propiedades físicas no tendrían valores tan desusados: viscosidad, tensión superficial, calor específico, cte. dieléctrica. ¿A que se deben las discrepancias tan notables entre las propiedades del agua y otras sustancias químicas?

A mayor PM de un elemento o compuesto, mayor probabilidad tiene de que se presente sólido o líquido a cierta temperatura como la ambiental. A menor PM, mayor probabilidad de que un compuesto se presente como líquido o gas. Para cambiar de sólido a líquido o de líquido a gas, esto es romper las fuerzas moleculares que unen a las moléculas entre sí, las moléculas más pesadas requieren de más energía (calor) que las más ligeras. Por ej. los hidrocarburos con bajo PM; metano (16,3), etano (44), propano (58), se presentan como gases a T° ambiente. El n-pentano (72), hierve a 36 °C.

Los hidrocarburos n-hexano (86), n-heptano (100) y n-octano (114) son líquidos a T° ambiente. El nonadecano (268) es sólido y se funde a 332 °C.

El amoníaco (17) y el CO₂ (44) se presentan como gases a temperatura ambiente, pero el agua (18) es líquida. Esto se debe a que los enlaces de *punte H* proporcionan una fuerza atractiva desproporcionadamente alta entre las moléculas de agua, impidiendo su separación y escape en formas de vapor.

Los hidrocarburos, por otra parte, en el estado líquido tienen fuerzas de Van der Waals entre sus moléculas, relativamente débiles. Se necesita poca energía (calor) para llevarlas al estado gaseoso. Otros líquidos de bajo PM también son moléculas polares, con enlaces de H entre ellas. Son buenos ej. los alcoholes de bajo PM: metílico (32), o ácidos orgánicos pequeños, como el fórmico (46) y acético (60).

El enlace de puentes de H en estos compuestos es posible gracias a la presencia de los átomos de O⁻ e H⁺, que proporcionan una naturaleza dipolar al agua. Su molécula, aunque eléctricamente neutra, posee sus e- distribuidos de tal modo que aparece (-) cargada en un extremo y (+) en el otro. Esta característica determina su facilidad para formar puentes de H.

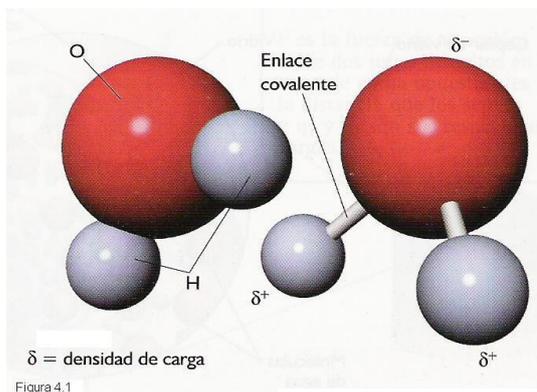
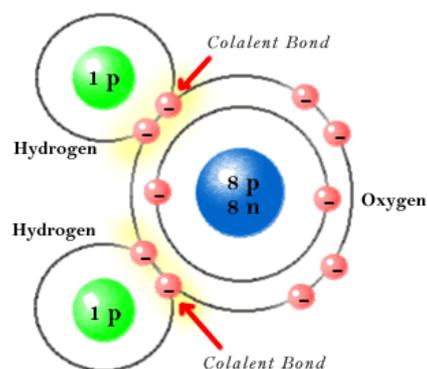


Fig. 1: Molécula de H₂O



Cada molécula de agua tiende a formar 4 o 5 de estas uniones con moléculas en su contorno. Es la energía para vencer esta atracción entre moléculas de agua, la que determina los valores desudados de sus constantes físicas (ver cuadro **Constantes físicas del Agua**). Debido a sus propiedades eléctricas, las moléculas de agua interaccionan con otras partículas cargadas, por ej. iones. Como el agua es dipolar, se unirá tanto a cationes (+) como aniones (-). Si se trata de un anión, los H^+ del agua incompletamente cubiertos serán los que se orientan hacia el anión, mientras que si se trata de un catión, será el O^- con sus dos pares de e^- no compartidos los que asocian.

La disposición y la actividad de las moléculas de agua son influidas por las cargas existentes en el medio, sea que pertenezcan a iones o a micelas coloidales o superficies hidrofílicas, expuestas por sustancias orgánicas o inorgánicas. En el caso de las macromoléculas, la existencia de grupos cargados: carbonilo (COO^-), hidroxilo (OH^-), amina (NH_2); constituye el origen de las cargas que polarizan las moléculas de agua alrededor de ellas. El agua retenida de este modo por las superficies hidrofílicas existentes en los distintos compartimentos de una célula, constituye gran parte de lo que se denomina *-Agua Ligada-* en oposición del agua libre, que no se halla sometida a esas fuerzas y por lo tanto, dotada de mayor movilidad.

Constantes físicas del Agua

Viscosidad- Resistencia a fluir. A pesar de lo que se esperaría, el agua fluye con bastante facilidad, debido a que los enlaces de puente H son compartidos en promedio con otras dos moléculas y por lo tanto se debilitan bastante.

Constante dieléctrica- Es una medida de la capacidad de neutralizar la atracción de cargas eléctricas. La del agua es una de las más altas que se conocen. Debido a ello es un solvente especialmente fuerte para electrolitos y moléculas polares.

Calor específico- Es la cantidad de energía necesaria para elevar en 1 °C la temperatura de una sustancia. En el agua es muy alta, porque puede absorber grandes cantidades de energía sin modificar su temperatura. Por esto se puede utilizar para regular la temperatura corporal.

Calor latente de vaporización- Es la cantidad de energía requerida para convertir 1 g de agua en estado líquido en 1 g de agua en estado de vapor a la misma temperatura. En el agua es muy elevado debido a la fuerza de los enlaces de H que hay que romper. Por eso el agua es útil para enfriar un cuerpo, porque utiliza la energía para vaporizarse.

Calor latente de fusión- Es la energía requerida para transformar 1 g de agua en estado sólido (hielo) a 0 °C en 1 g de agua líquida a la misma temperatura.

1.1. FUNCIONES

En primer lugar, el agua es un constituyente fundamental de la célula, comúnmente asociada a componentes coloidales, moléculas proteínicas, membranas, etc. Que constituyen la estructura necesaria para que se produzcan en la célula los cambios físico-químicos básicos. Por esta razón el contenido hídrico de las células oscila entre el 70- 90%
-Componente-

El funcionamiento celular requiere de un gran número de reacciones y transformaciones de sustancias que, para ello, deben chocar entre sí. El hecho de encontrarse en solución favorece notablemente los choques o colisiones. En estado disuelto, estas sustancias se desplazan de un punto a otro del sistema celular siguiendo sus propios gradientes de concentración **-Disolvente-**

Las moléculas o iones también pueden ser arrastrados en forma masiva cuando en solución se desplazan como un flujo continuo. Así, reactivos y productos se trasladan a velocidades mayores de las que alcanzarían por simple difusión **-Transporte-**

El agua actúa también como **reactivo** o como **producto** en numerosos procesos del metabolismo celular. Así pues, el agua se incorpora (hidrólisis) a numerosas reacciones metabólicas y proporciona el poder reductor (H^+) en la fotosíntesis.

El agua desarrolla presiones internas en las células, brindando **turgencia** y colaborando en el alargamiento o la **expansión celular**.

Lo que realmente da una medida o una idea de cómo el agua puede desempeñar las diferentes funciones, es su capacidad para realizar trabajo. Existe un concepto para expresar esa capacidad, no solo respecto del agua, sino de cualquier otra sustancia y es el concepto de **-Potencial Químico-** Esta capacidad de trabajo varía según las condiciones a que esté sometida el agua: temperatura, presión, presencia de solutos, atracción ejercida por superficies sobre sus moléculas, etc.

La **energía libre de Gibbs** es una medida de la máxima energía disponible en un sistema para ser convertida en trabajo a T° y P cte. El cambio de energía libre de una sustancia i es lo que se denomina **-Potencial químico-** Para un soluto disuelto en un solvente, el potencial químico es aproximadamente proporcional a la relación $\mu_i = R.T. \ln a_i$

Donde: a_i : actividad de la sustancia i , se refiere a la concentración de la sustancia modificada por otros parámetros.

Como no es fácil definir el potencial químico del agua en condición determinada, lo que se hace habitualmente es compararlo con el potencial químico del agua pura, en condiciones estándar: $25^\circ C$ y 1 atm de presión. Es esta diferencia a la que denominamos **Potencial agua = Potencial hídrico = Ψ_w** ; que nos permite medir el nivel energético del agua en cualquier sistema (suelo- célula- planta).

$$\Psi_w = \frac{\mu_w - \mu_w^0}{V_w}$$

Donde:

Ψ_w : Potencial hídrico

μ_w : Potencial químico del agua en el sistema considerado

μ_w^0 : Potencial químico del agua pura a P atmosférica y T° cte.

V_w : Volumen molar parcial del agua (18 cm³/mol)

Cabe destacar que el Ψ_w del agua pura, en estas condiciones es de 0 (cero): $\Psi_w = 0$. Cuando el Ψ_w presenta diferencias entre distintas regiones del sistema, el agua difunde desde la región con mayor Ψ_w a la región con menor Ψ_w . Este proceso es espontáneo, se libera energía libre hacia los alrededores y la energía libre del sistema disminuye. Esta energía liberada tiene la capacidad de realizar trabajo, o aparece en el sistema como calor. Es importante destacar que se alcanza el equilibrio cuando el cambio de energía libre o la diferencia de $\Psi_w = 0$.

El agua que forma parte de cualquier sistema puede hallarse sometida a diversas condiciones de T° y P, interactuar con otras sustancias, etc. Estas condiciones modifican su estado energético y, por ende, su capacidad de realizar trabajo.

La presencia de solutos es una de las principales condiciones que modifica el Ψ_w del agua pura, debido a las interacciones solvente-soluto que reducen la energía libre de las moléculas de agua. La presencia de solutos en soluciones diluidas se halla a través de la Presión Osmótica $-\pi$. La PO es una presión real, absoluta, generada en un osmómetro, pero disminuye la energía libre del agua en el sistema, por ello es (-) y se la denomina **Potencial de soluto - Ψ_s** -

$$PO = \pi = \frac{n \cdot R \cdot T}{V} = C \cdot R \cdot T \gg \Psi_s = -\pi$$

En las interfases agua-sólido pueden ocurrir fenómenos de adsorción. Cuando las cargas superficiales del sólido, actuando sobre las uniones de puente H del agua, retienen fuertemente algunas moléculas de agua, reduciendo su energía libre. Este efecto es muy importante, sobre todo en soluciones coloidales (semillas) y suelos arcillosos. Estas fuerzas se denominan fuerzas mátricas y definen el **Potencial mátrico**, que disminuye la energía libre del agua - $\Psi_m = (-)$ -

En un osmómetro ideal la presión se eleva por efecto de una presión hidrostática, este incremento de presión expande el volumen del líquido, en las células vegetales la membrana presiona la pared celular, rígida, generando una presión efectiva (+). En la célula la presión real que se observa es lo que se conoce como presión de turgencia y de esta forma el sistema hídrico gana energía -**Potencial de presión = $\Psi_p = (+)$** -

Otra condición que puede afectar el Ψ_w de un sistema es la acción de los campos de fuerza (gravitatorio, eléctrico, magnético). En el caso del agua, el que puede ejercer alguna influencia es el gravitatorio $-\Psi_g$ - En la mayoría de los casos este valor es despreciable, no obstante en los árboles puede llegar a ser importante.

Con este análisis llegamos a la siguiente fórmula:

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_m + \Psi_p + \Psi_g$$

En el caso de las células maduras, perfectamente vacuoladas, normalmente el Ψ_m es despreciable, por lo que en la práctica se acepta que:

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p$$

2. INTERCAMBIO DE AGUA ENTRE CELULA Y MEDIO

Las magnitudes del Ψ_w dentro y fuera de la célula determinan si habrá intercambio neto de agua entre los dos compartimentos y la dirección en éste que se produce. Si el Ψ_w del medio es igual al Ψ_w de la célula, no habrá intercambio neto de agua; por el contrario, si no se cumple esta igualdad, habrá intercambio neto, pasando el agua de la zona de $> \Psi_w$ a la zona de $< \Psi_w$.

La determinación del Ψ_w se basa en la propiedad que tienen las células de estar en equilibrio con el medio a través de un flujo dinámico, por lo que el Ψ_w de una solución patrón nos suministra el valor del Ψ_w de la célula o tejido.

3. ABSORCION Y TRANSPORTE DE AGUA

Se puede considerar al sistema *suelo-planta-atmosfera* como un continuo hídrico entre los altos Ψ_w del suelo y los bajos Ψ_w de la atmósfera. Por esto se establece que el agua circulará si se mantiene un gradiente de Ψ_w a lo largo de esta vía. El transporte de agua por la planta requiere de energía para mantener el gradiente de Ψ_w . Este aporte energético ocurre con la transpiración y la presión radicular, que son las fuerzas conductoras del flujo continuo.

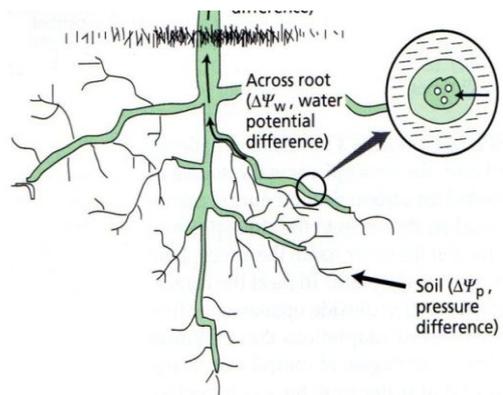


Fig. 2: Sistema radicular

3.1. DISPONIBILIDAD DE AGUA EN LA PLANTA

El contenido y retención de agua por un suelo resulta de la interacción de distintas fuerzas y componentes. Se suelen distinguir cuatro tipos de uniones del agua al suelo.

Agua gravitacional: corresponde al agua que en un suelo saturado de agua, rellena los espacios de aire transitoriamente y se pierde por infiltración, por acción de la gravedad.

Agua capilar: es la fracción de agua del suelo más importante para la dinámica de las plantas. Corresponde al agua retenida por las superficies y fuerzas capilares del suelo, luego del drenaje del agua gravitacional.

Agua de imbibición o higroscópica: se debe a la retención de agua por acción de los coloides del suelo. Normalmente no es significativa.

Vapor de agua: es la fase gaseosa, en equilibrio con la fase líquida, que rellena los espacios de aire libre entre las partículas del suelo.

Si expresamos el contenido de agua de un suelo en términos de su energía libre, podemos distinguir varios componentes en el Ψ_w del suelo:

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_m + \Psi_p + \Psi_g$$

Se toma como valor 0 al Ψ_w de un suelo totalmente saturado con agua pura, a la P atmosférica normal. La interacción de los distintos componentes determinan valores muy diferentes para los suelos, los valores más frecuentes van de -1 a -3 atm o bares (-0,1 a -0,3 MPa).

El Ψ_m en el suelo alcanza elevados valores (-) y representa el componente de la atracción del agua por la fuerzas de adsorción de los componentes del suelo y de capilaridad. El Ψ_s también disminuye el Ψ_w del suelo, debido a la presencia variable de solutos. El Ψ_p es relativamente insignificante.

Un suelo saturado de agua tiene su máxima retención de agua, pero rápidamente pierde su contenido (gravitacional), entonces nos encontramos con lo que se conoce como la **Capacidad de Campo -CC-**: es el contenido de agua de un suelo saturado, que ha drenado libremente.

Se entiende por **Punto de Marchitez Permanente -PMP-** al contenido hídrico de un suelo en el que las hojas marchitas no pueden ya recuperarse de su marchitez, colocadas en una atmósfera saturada de humedad, a menos que se agregue agua al suelo.

Se puede establecer que la disponibilidad de agua de un suelo para las plantas, es la comprendida entre la CC y el PMP y es característica de cada tipo de suelo. Los de grano fino tienen ambos valores más elevados que los de grano grueso, por este motivo los suelos arcillosos presentan mayor retención de agua y mayor disponibilidad que los suelos arenosos.

Así también, un bajo contenido de agua hace que el suelo arenoso sea húmedo y tenga agua disponible y un suelo arcilloso se halle seco y no disponible.



Fig. 3: Agua disponible = CC - PMP

3.2. ABSORCIÓN Y TRANSPORTE DE AGUA EN LAS RAÍCES

La raíz es el órgano especializado en la sujeción de la planta y en la absorción del agua y los nutrientes minerales del suelo. La zona de máxima absorción se halla en la porción subapical de la raíz, por encima de la zona de división y elongación celular. Esta absorción máxima se logra por incremento de la superficie de las raíces, por los pelos radicales.

Se considera que los pelos radicales facilitan un mejor contacto de la raíz con las partículas del suelo. Para un mejor estudio, se suele distinguir el transporte a corta o mediana distancia del transporte a larga distancia. El 1ro comprende el transporte de agua de célula a célula, mientras que el 2do incluye la vía del xilema.

El movimiento de agua dentro de la raíz ocurre por transporte a corta distancia, el agua es arrastrada por flujo masal o difusión desde el exterior de la corteza hasta llegar al cilindro central, siguiendo la red de paredes celulares que constituyen un espacio de libre difusión **-Apoplasto-** (ruta Extracelular del gráfico inferior).

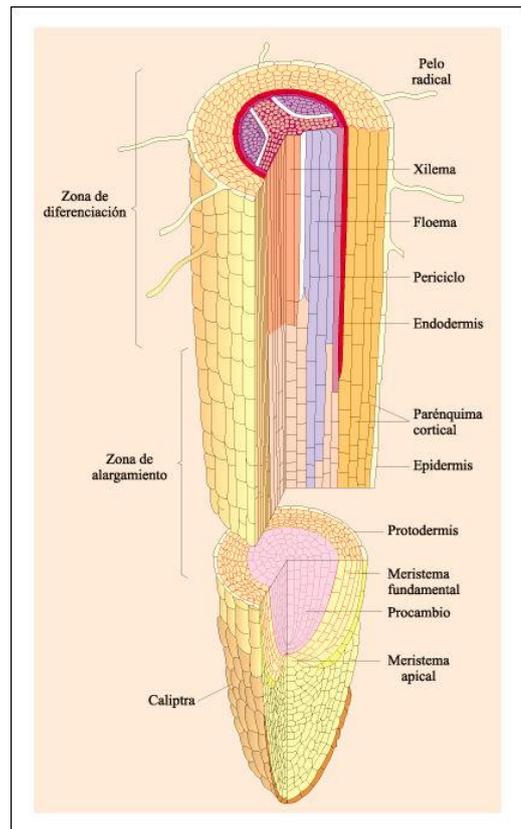


Fig. 4: Detalle de raíz

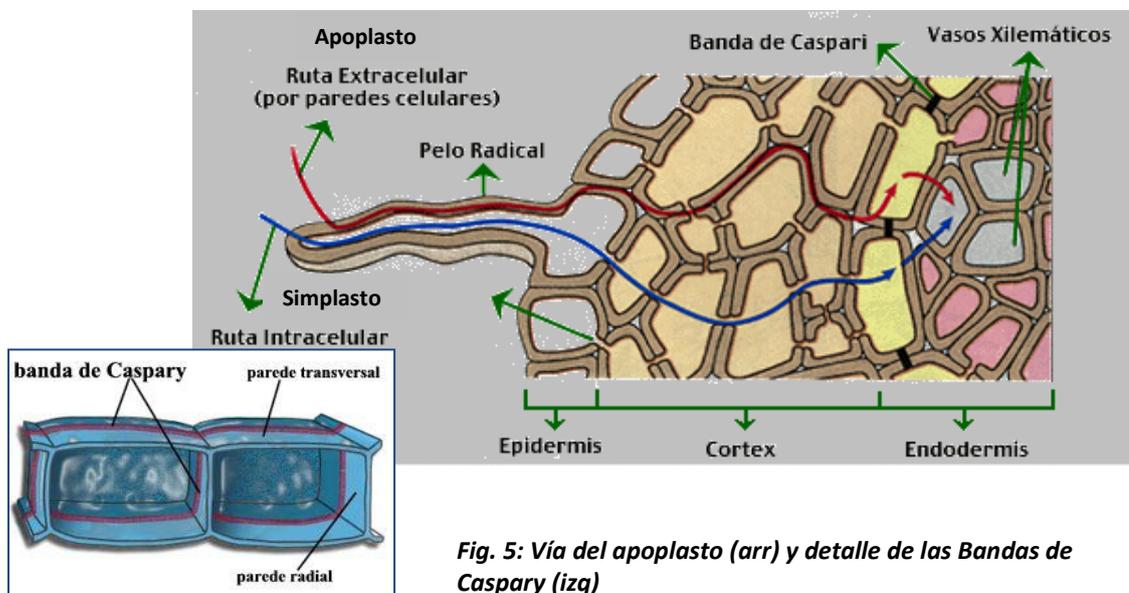


Fig. 5: Vía del apoplasto (arr) y detalle de las Bandas de Caspary (izq)

En cualquier caso, la fuerza directriz es la diferencia de Ψ_w entre dos puntos. Junto con el flujo de agua son arrastradas partículas en solución, generalmente en bajas concentraciones.

La estructura de la endodermis confiere una elevada resistencia al pasaje de agua, debido a la presencia de la *banda de Caspary*, una banda de suberina en las paredes radiales y transversales de las células. Al ser impermeable, el agua debe atravesar la célula por el protoplasto, pasando por la membrana. Este pasaje se realiza siempre siguiendo un gradiente de Ψ_w .

En las plantas que se hallan transpirando el Ψ_w depende fundamentalmente de la tensión (Presión -) a la que se hallan sujetos los hilos de agua del xilema. En este caso entonces, debemos notar que, en vez de un exceso de presión hidrostática, hay un déficit de P hidrostática: $\Psi_w = -\Psi_p - \Psi_s$.

Esto constituye la situación más frecuente, pero en ciertas condiciones, en que hay una buena provisión de agua en el suelo y alta presión de vapor de agua en la atmósfera, no se produce transpiración, por lo tanto no se da el fenómeno de tensión en los vasos, sino que el agua en el interior posee una mayor presión que la atmosférica, entonces se produce la exudación de agua -*gutación*-

Se denomina presión radicular a la que origina este fenómeno y se sabe que es la concentración de soluto en los vasos la que determina la disminución del Ψ_w de la raíz y el aumento de la presión hidrostática: $\Psi_w = \Psi_p - \Psi_s$.

Si comparamos ambos procesos podemos decir que: **1.** El mecanismo gracias al cual el agua penetra en la raíz es siempre pasivo. La diferencia radica en el componente del Ψ_w que interviene en un caso y otro; el Ψ_p de signo (-) y el Ψ_s , respectivamente. **2.** Debe existir algún mecanismo capaz de introducir solutos en la solución que fluye por los vasos y de hecho, lo hay. En la raíz, los iones pueden seguir la vía del apoplasto hasta la endodermis y ahí penetrar al simplasto; o bien, pueden ser absorbidos directamente por simplasto en los mismos pelos radiculares y transportados célula a célula por medio de plasmodesmos.

Las membranas de las células, ya sean epidérmicas o endodérmicas, absorben activamente los iones, que viajan por simplasto y una vez en el cilindro central, las células parenquimáticas del xilema bombean nuevamente los iones a los vasos xilémicos, donde son arrastrados por flujo masal, pasivamente, a larga distancia.

Este modelo de 2 bombas -*Pitman*- excluye el antiguo modelo de *Crafts y Broyer*, en el cual la carga de los vasos ocurría en forma pasiva, por una baja presión parcial de oxígeno en las células parenquimáticas, que no permitía mantener la respiración necesaria para sostener en las células el gradiente interno de iones.

3.3. FACTORES QUE AFECTAN LA ABSORCIÓN DE AGUA

Temperatura- Modifica marcadamente la resistencia radicular al pasaje de agua. Una disminución en la temperatura provoca una disminución en la viscosidad del agua, reduciendo la absorción por parte de las raíces expuestas a bajas temperaturas. Así también disminuye la permeabilidad de las membranas por afectación de su composición lipídica.

Aireación- La falta de oxígeno en el suelo afecta severamente la permeabilidad de la raíz. El impedimento de aireación está asociado al aumento de CO₂ en los tejidos y a la disminución de O₂, influyendo el nivel de actividad metabólica de la célula. Períodos breves de inundación son capaces de producir la marchitez de las plantas, pero en periodos prolongados puede existir la muerte total o parcial del sistema radicular.

Disponibilidad de agua- Es fundamental la presencia de agua en el suelo para que haya absorción. La disponibilidad va a estar relacionada con el tipo de suelo y sus características: presencia de sales, grosor de grano, contenido orgánico, etc.

Sistema radicular- El estado de las raíces es otro punto a tener en cuenta para que ocurra un buen proceso de absorción.

3.4. MOVIMIENTO DE AGUA EN EL SISTEMA VASCULAR

El transporte de agua a larga distancia ocurre por la vía del xilema, desde su lugar de absorción, las raíces, hasta el resto de la planta. Forma un sistema continuo, pero no homogéneo, ya que pueden distinguirse cuatro tipos de componentes diferentes: traqueidas, traqueas, fibras y parénquima. De ellos, únicamente tienen misión conductora las traqueidas y las traqueas. Las fibras colaboran en el sostén del órgano y las células parenquimáticas son elementos vivos con función de reserva y transporte lateral.

Las traqueidas son características de las gimnospermas, que carecen de vasos verdaderos y son consideradas más primitivas. En las angiospermas hay traqueidas y traqueas. Ambos tipos tienen función conductora en su estado adulto, funcional, son células muertas que han sufrido engrosamiento de sus paredes celulares, perdiendo su citoplasma para originar el lumen y ofrecer menos resistencia al flujo de agua.

Las terminaciones vasculares se encuentran por millares y constituyen filas simples de elementos conductores rodeados de una capa, de una sola célula, generalmente de tejido parenquimático.

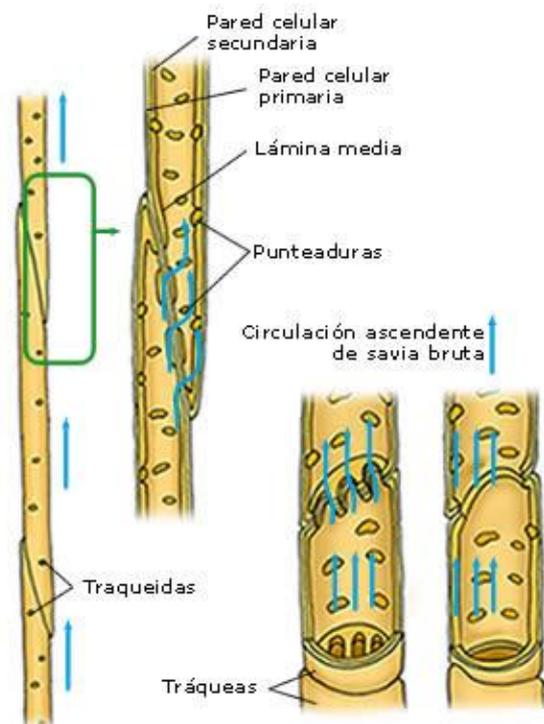


Fig. 6: Traqueas y traqueidas

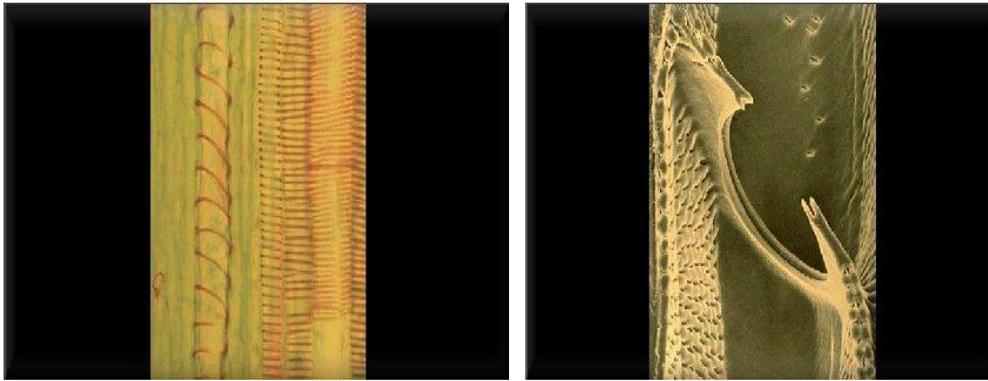


Fig. 7: Traqueas y traqueidas (izq) y detalle de comunicación entre los vasos de una traquea (der)

En la raíz se puede generar una presión hidrostática o presión radicular, con valores medios entre 0,1/0,2 MPa, que puede explicar el movimiento impulsor del agua en las plantas herbáceas, pero es insuficiente para sostener la circulación en especies de mayor altura. Esta presión radicular, que fuerza al agua y los iones a subir por el xilema hacia arriba, es generada por una disminución del Ψ_w del xilema de la raíz. Pero en muchos casos no se halla una P (+) sino (-) o Tensión, por esto se propuso que la propulsión viene de arriba, de la energía de la Transpiración.

Para comprender esto debemos recordar algunas características físicas que operan en el xilema. **-Capilaridad-** Los elementos conductores del xilema se pueden equiparar a capilares. El movimiento en los capilares está en razón inversa al radio del capilar, pero a su vez la disminución perjudica el flujo de agua por el aumento del rozamiento. En las plantas terrestres se ha logrado un equilibrio, al disminuir el radio de los vasos, aumenta compensatoriamente el número de vasos. De acuerdo con la ecuación de Hagen-Poiseuille

$$J = L \Delta \Psi_w = L \frac{\Delta \Psi_p}{\delta x} = \frac{\pi r^4}{8\eta} \cdot \frac{\delta \Psi_p}{\delta x}$$

donde:

J: Flujo hidráulico

L: Conductividad hidráulica

r^4 : Radio del capilar

η : Viscosidad del líquido

$\Delta \Psi_p$: Diferencia de potencial de presión

x: Distancia recorrida

-Adhesion- de las moléculas de agua a las paredes celulares y **-Cohesión-** de las moléculas de agua entre sí, son las propiedades que se establecen con facilidad debido a los enlaces de puente H entre las moléculas de agua y entre el agua y las sustancias polares. Para explicar esta teoría, denominada **Coheso- Tenso- Transpiratoria**, podemos decir que existe un gradiente de Ψ_w

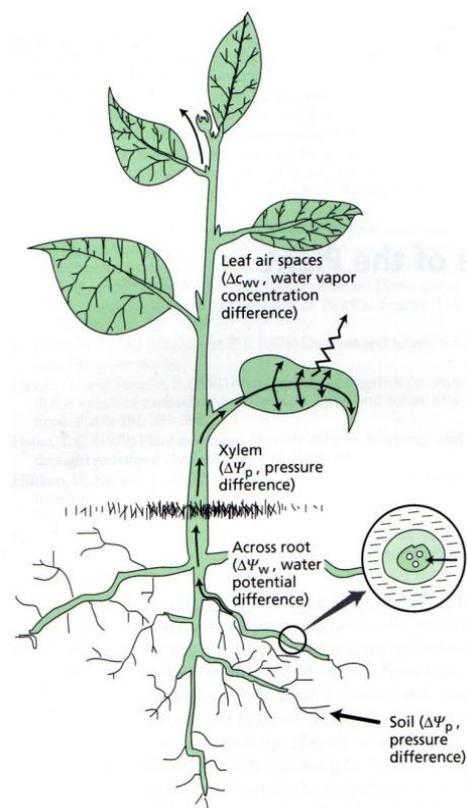


Fig. 8: Absorción de agua en la planta

entre la planta y la atmósfera, produciéndose la pérdida de agua desde las células del mesófilo a los espacios intercelulares y de allí a la atmósfera a través de los estomas. Esto produce un déficit hídrico en las células del mesófilo y por lo tanto un descenso en el Ψ_w . Este déficit se propaga de célula en célula hasta llegar a los conductos del xilema, en donde su naturaleza capilar y la acción de la cohesión de las moléculas de agua entre sí y de adhesión a las paredes celulares, junto con el déficit hídrico, provoca una Tensión (presión -) capaz de elevar la columna de agua en forma continua desde el extremo inferior de los vasos en la raíz, hasta las hojas.

Como consecuencia de ello la disminución del Ψ_w en los extremos inferiores del xilema determina un flujo hidráulico desde las células de la estela de la raíz y, por propagación de los déficit hídricos sucesivamente, en el parénquima cortical, epidermis y suelo. En resumen, podemos decir que en sistema suelo- planta- atmósfera, el flujo de agua se produce a favor de un gradiente de Ψ_w en sentido decreciente:

$$\Psi_w \text{ agua pura} > \Psi_w \text{ suelo} > \Psi_w \text{ raíz} > \Psi_w \text{ xilema} > \Psi_w \text{ hoja} > \Psi_w \text{ atmósfera}$$

El aporte más significativo de energía viene de la evaporación del agua en las hojas, en el proceso de transpiración y secundariamente de la Presión radicular, originada por mecanismos osmóticos. Se calcula que para impulsar la subida de agua y sales por xilema en los árboles de mayor altura se requiere del orden de unos 4 MPa, o lo que es igual a 0,1 MPa por cada 10 cm de ascenso, sin considerar las resistencias por rozamiento que pudiera haber. Se han detectado claramente tensiones de -0,5 a -0,8 MPa y valores más negativos durante el día que por la noche.

4. TRANSPIRACION

La mayor parte del agua absorbida por la planta, es perdida en estado de vapor, a través de la transpiración. En el balance hídrico de la planta, sólo una pequeña parte del agua absorbida es retenida y una cantidad aún menor es formada por respiración o destruida durante la fotosíntesis.

Se estima que una planta de maíz pierde unos 200 kg de agua por transpiración, durante su ciclo de vida. Un árbol de envergadura media puede perder, durante un mes de verano, 5000 kg de agua. Un bosque pierde 500 kg de agua. $\text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$

Entre el 50 y el 85% del agua de lluvia que cae en un terreno con vegetación, vuelve a la atmósfera por la transpiración de las plantas. En general se estima que un terreno con vegetación pierde tres veces más agua en estado de vapor, de la que perdería sin vegetación.

Como valor medio diurno, una planta pierde 0,5 a 1 gr de agua. $\text{h}^{-1} \cdot \text{dm}^{-2}$ de superficie foliar, es decir que en 1 hora puede perder un 25 a 50% de su peso fresco. Es cierto que la magnitud de la transpiración varía mucho de una especie a otra, lo que nos indica que hay diferentes métodos para controlar la pérdida de agua por transpiración.

Globalmente considerada, la transpiración consiste en la transferencia de agua desde la planta a la atmósfera, lo que requiere que el Ψ_w de la atmósfera sea menor que el de la planta. El Ψ_w del agua en estado de vapor se puede expresar con la siguiente fórmula:

$$\Psi_w = \frac{R.T.}{V_{H_2O}} \ln \frac{HR}{100}$$

Dónde:

$R.T.$ = a 20 °C vale 1334 atm (V_{H_2O} : 0,018cm³.mol⁻¹)

V_{H_2O}

HR = Humedad relativa

Como la HR nunca puede ser mayor de 100, el ln de 100/100 será = 0, en el mejor de los casos y HR nunca será mayor que 1, por lo tanto su ln será negativo.

Por ej. para una HR de 99% el Ψ_w será de -13,5 atm = -1,36 MPa

para una HR de 90% el Ψ_w será de -142 atm = -14,4 MPa

(dado que: 1 MPa = 9,87 atm)

Teniendo en cuenta que los valores normales de presión en las hojas oscilan entre -0,2 y -1,5 MPa y que la HR raramente sobrepasa el 95%, se comprende que prácticamente todas las plantas tienden a perder agua a la atmósfera.

La transpiración ocurre mayoritariamente en las hojas y concretamente en los estomas, pero hay otras rutas posibles, que son la cutícula que recubre la epidermis toda y las lenticelas de los tallos. Pero esta pérdida de agua es minoritaria.

Los estomas son discontinuidades del tejido epidérmico, que resultan de la disposición frente a frente, de dos células característicamente diferentes del resto de las células epidérmicas, las células oclusivas o células guarda.

La forma de estas células hace que, al estar enfrentadas, dejen un espacio en el centro, llamado poro u ostiolo, que se comunica con la cámara subestomática y con los espacios aéreos del mesófilo. En muchas plantas, sobre todo en las más evolucionadas, hay células epidérmicas adyacentes a las células oclusivas, llamadas accesorias, morfológicamente diferentes del resto, que participan del mecanismo de apertura y cierre estomático.

Es probable que en plantas sin células accesorias, las células epidérmicas adyacentes a las células oclusivas, participen también como células accesorias.

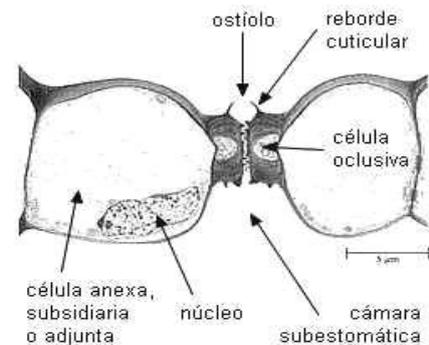


Fig. 9: Detalle del Estoma

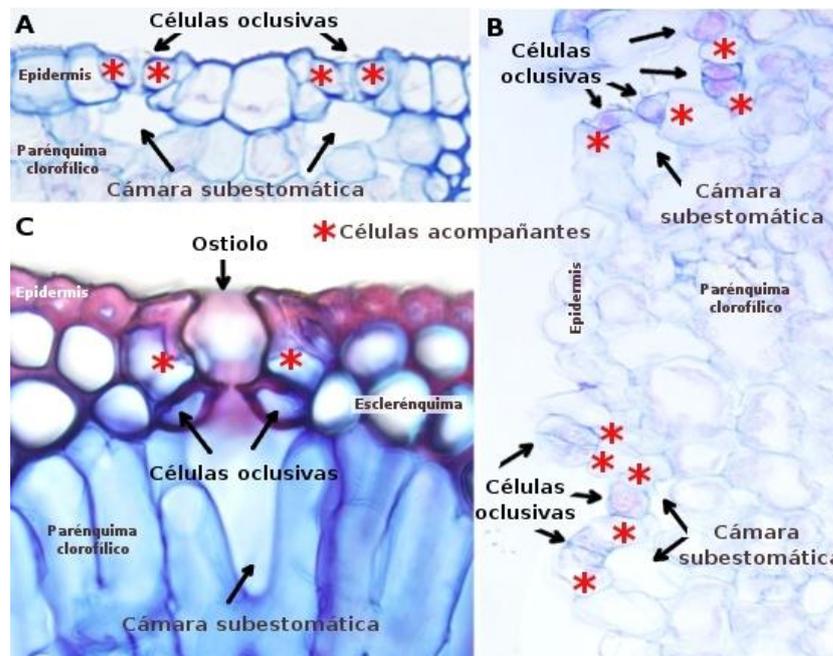


Fig. 10: Diversidad de Estomas

Los estomas aparecen distribuidos en la epidermis de hojas, tallos herbáceos, incluso en regiones de flores y frutos, con una disposición irregular, aunque con una constante para la epidermis de un mismo tipo. Las células oclusivas presentan sus paredes excepcionalmente engrosadas en determinadas regiones y, a diferencia del resto de las células epidérmicas, contienen cloroplastos.

Generalmente es mayor el número de estomas del envés que en el haz de las hojas. En algunas plantas monocotiledóneas, la densidad de estomas es igual en el haz que en el envés. En plantas con hojas flotadoras, solo hay estomas en el haz. En plantas adaptadas a ambientes áridos, el número de estomas por unidad de superficie es muy bajo, para reducir las pérdidas de agua por transpiración.

Los fenómenos de transporte entre las células oclusivas y las células accesorias son controlados por los mecanismos propios del control de membrana, por esto el estado hídrico de las células oclusivas y los solutos contenidos, puede ser muy diferente de los de las células adyacentes.

Las células oclusivas suelen tener granos de almidón más abundantes en el estado de estoma cerrado que en el estado abierto. A su vez se han medido grandes cantidades del ion K^+ , especialmente en estado abierto.

En respuesta a diferentes agentes las células oclusivas toman o pierden agua, con lo que aumenta o disminuye su volumen y se abre o cierra respectivamente, el ostiolo. Este movimiento es fundamental para controlar la velocidad de transpiración. Pero los estomas no son solo la vía de salida del vapor de agua, sino también del CO_2 y el O_2 captados o liberados para la fotosíntesis y la respiración.

Tradicionalmente se ha explicado la apertura del estoma por un aumento en la turgencia de las células oclusivas, en función de la mayor o menor deformabilidad de sus paredes. Esto se debe a los engrosamientos diferenciales que presentan o, más bien, a la especial distribución de las microfibrillas de celulosa de las paredes. En dicotiledóneas y monocotiledóneas no gramíneas, que poseen células reniformes (fig.11 B), las microfibrillas se disponen en forma radial y, al aumentar la turgencia la célula tiende a alargarse antes que a engrosarse. Así aumenta su curvatura y el poro se abre.

En las gramíneas las células guarda tienen forma de mancuerna (fig.11 A) y sus paredes son delgadas en la región central y más engrosadas en los extremos. Así un aumento en la turgencia provoca una dilatación en los extremos, provocando la separación de las células y la apertura del ostiolo.

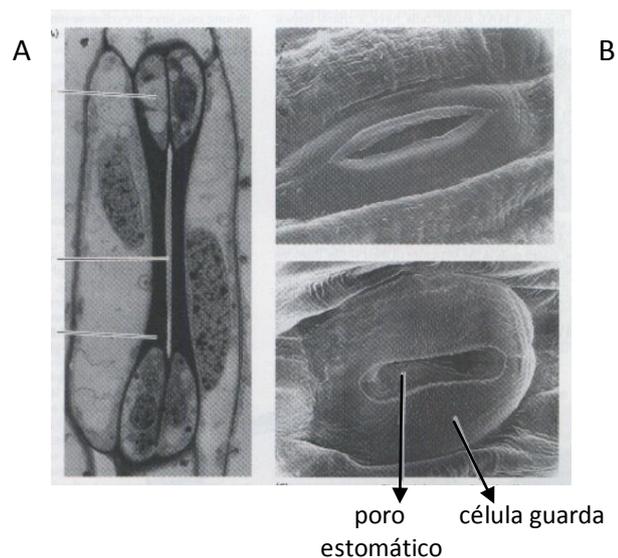


Fig. 11: Estomas de A: monocotiledónea gramínea y B: dicotiledónea en estado cerrado (arr) y abierto (ab)

En 1908 el ecologista Lloyd propuso que los cambios de turgencia dependían de la interconversión de almidón-sacarosa. Como el almidón es una macromolécula, insoluble, no contribuye al potencial osmótico de la célula; pero su hidrólisis en azúcares solubles produce una disminución en el Ψ_s de la célula. Hay mayor cantidad de partículas osmóticamente activas.

Esta hipótesis fue ampliamente aceptada hasta 1943, cuando Imamura descubrió los flujos de K^+ . Llevó mucho tiempo descubrir el metabolismo del K^+ en las células guarda. En 1983, gracias a los estudios de Outlaw, la hipótesis almidón-azúcar quedó opacada por la hipótesis de osmorregulación producida por K^+ . Durante el estado de estoma abierto, la concentración de iones de K^+ , malato $^-$ y Cl^- en la célula guarda, son elevadas y disminuyen con el estoma cerrado.

La concentración de K^+ puede variar de 100 mM (en estado cerrado) a 400 u 800 mM (en estado abierto). Los iones de malato $^-$ y Cl^- sirven para compensar eléctricamente las cargas + del K^+ .

El malato⁻ es sintetizado en la célula guarda, por una vía metabólica que parte de la hidrólisis del almidón, vía glucólisis, hasta ác. fosfoenolpirúvico, que con CO₂ dá ác. oxalacético (catalizado por PEP carboxilasa), y éste (en reacción catalizada por málico deshidrogenada) pasa a ác. málico (fig. 3).

El flujo de K⁺ y Cl⁻ depende de una bomba de H⁺. Esta bomba genera un gradiente electroquímico en la membrana, que activa los canales de K⁺ dependientes de voltaje, lo que permite el flujo pasivo de K⁺. El Cl⁻ sería transportado a través de un mecanismo pasivo a través de canales iónicos para compensar el gradiente eléctrico.

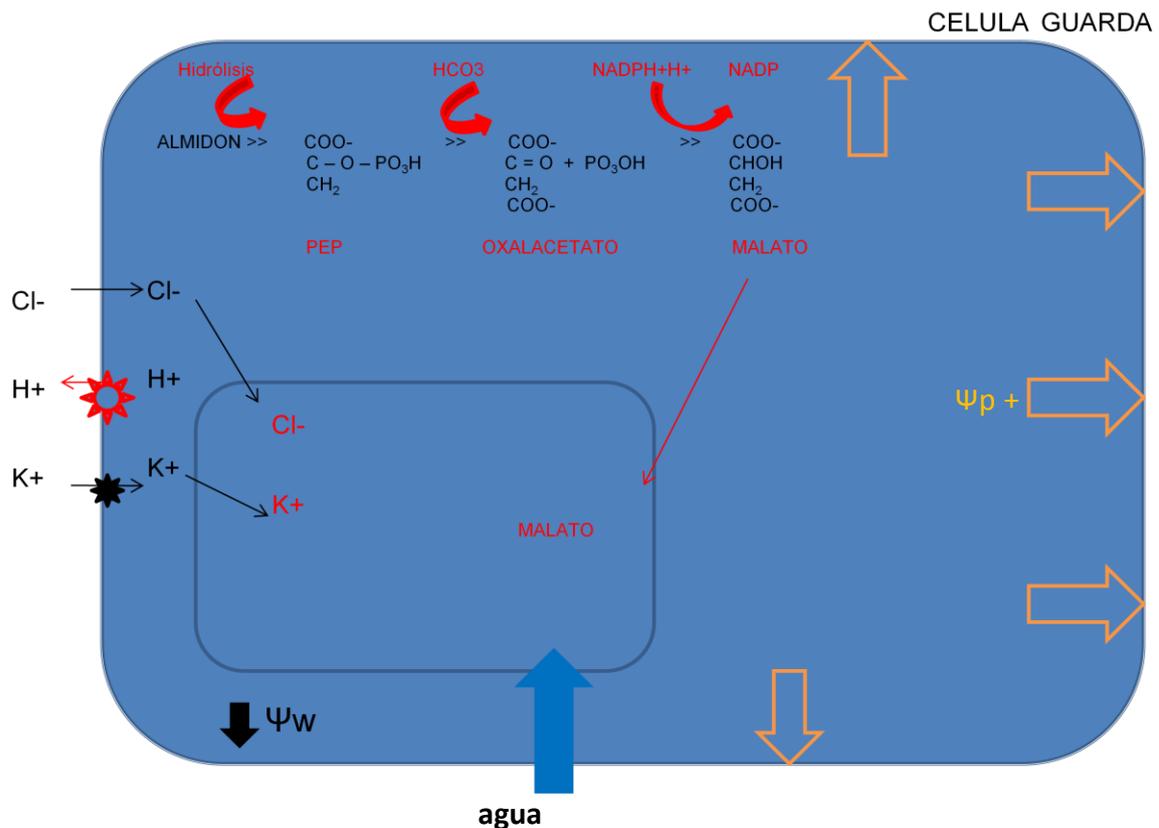


Fig. 12: Esquema de hidrólisis del almidón y síntesis de malato en las células estomáticas

Estudios metabólicos han permitido identificar distintas vías, en función de la incidencia de diferentes longitudes de onda. Cuando se irradió a las células guarda con luz azul, aumentó la hidrólisis del almidón y la síntesis de ácido málico. A la vez que se activó la H⁺-ATPasa de membrana, que bombea H⁺ hacia fuera de la célula, generando un flujo de K⁺ y Cl⁻ en sentido inverso (Fig.13.A).

La irradiación con luz roja estimuló la captación de CO₂ y la vía fotosintética para producir glucosa y sacarosa (Fig. 13.C), así como la síntesis de sacarosa a partir de la hidrólisis de almidón (Fig. 13.B).

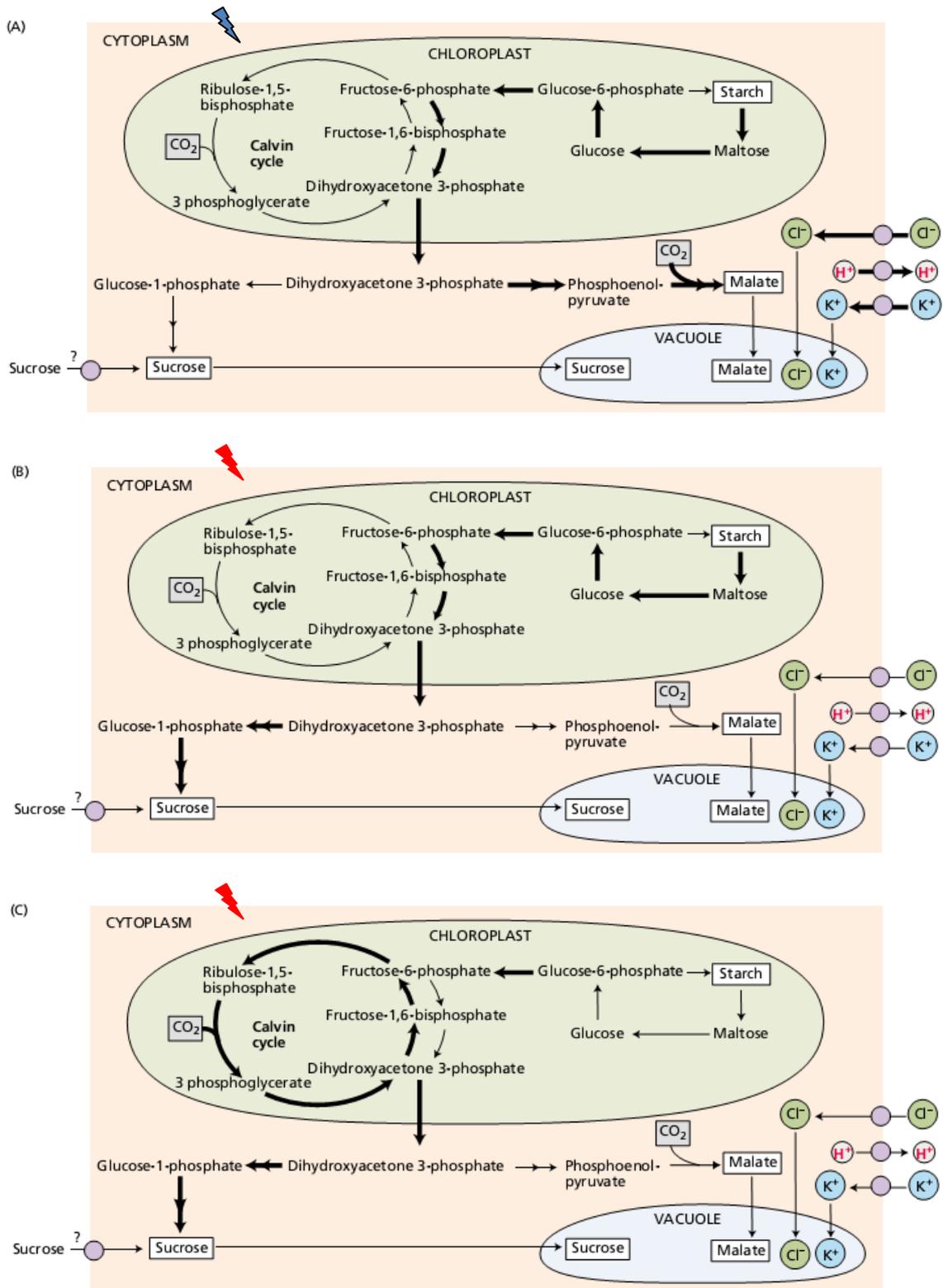


Fig. 13: A- Metabolismo de la célula guarda frente a longitud de onda azul. Hidrólisis del almidón, vía Malato y activación de la Bomba- H^+ (Ver las líneas gruesas). B y C- Metabolismo de la célula guarda frente a longitud de onda roja. B- Hidrólisis del almidón, vía sacarosa. C- Producción de sacarosa vía fotosintética (Ver las líneas gruesas).

Esta respuesta contrastante frente a las distintas longitudes de onda puede servir para explicar el comportamiento de las células guarda, ya que cada longitud de onda activa

diferentes mecanismos celulares, que desencadenan reacciones diversas, como la activación o inhibición de bombas H^+ . Las necesidades de una u otra vía no son claras, pero se sabe que el K^+ es el osmolito que genera la apertura del estoma al inicio del día. A lo largo del día la concentración de sacarosa comienza a incrementarse y éste pasa a ser el osmolito dominante. El cierre del estoma coincide con la disminución de sacarosa en la célula guarda.

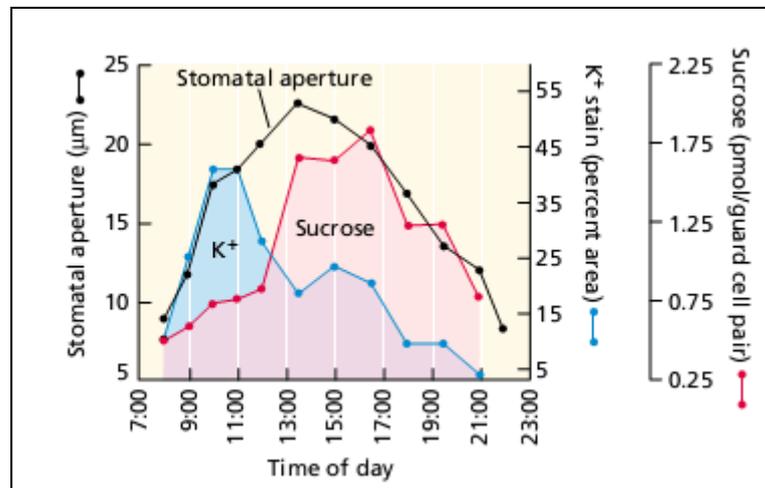


Fig. 14: Cambios diarios de apertura estomática, en relación al contenido de sacarosa y K^+ , en las células guarda.

4.1. FUNCIONES DE LA TRANSPIRACION

Uno de los papeles que se atribuyen a la transpiración es el de refrigeración de la hoja. Una planta absorbe por día aproximadamente $0,5 \text{ cal. cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ más de radiación, de lo que puede perder. Un 50% de esta diferencia se pierde por conducción a otras partes de la planta y por convección. El resto ($0,25 \text{ cal. cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$) sería el calor consumido para la evaporación de $0,4 \mu M$ de agua. $\text{cm}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1}$.

De no consumirse esa diferencia de energía, se produciría un aumento de la temperatura en la hoja, de aproximadamente $0,1 \text{ }^\circ\text{C. min}^{-1}$, hasta que volvieran a equilibrarse los términos de radiación, convección y conducción.

4.2. FACTORES QUE AFECTAN LA VELOCIDAD DE TRANSPIRACIÓN

Humedad atmosférica- Un aumento en la humedad atmosférica determina un Ψ_w atmosférico elevado, por lo tanto un $\Delta\Psi_w$ bajo entre la cámara subestomática de la hoja y la atmósfera y una baja transpiración.

Humedad del suelo- A mayor disponibilidad de agua en el suelo, mayor es la turgencia de la planta, mayor su Ψ_w y mayor su transpiración.

Iluminación- La presencia de luz induce la apertura de los estomas para captar CO₂ y realizar fotosíntesis. Frente a una mayor tasa fotosintética, la concentración de CO₂ estomático disminuye y esto mantiene los estomas abiertos, provocando la pérdida de agua por transpiración. Está comprobado que las mismas longitudes de onda que resultan más eficientes en la fotosíntesis son las que inducen la apertura estomática.

Concentración de CO₂- La demanda fotosintética de CO₂ requiere una determinada apertura estomática., pero la planta debe lograr la máxima economía hídrica con los requerimientos fotosintéticos usuales. Los estomas deben ayudar a establecer un adecuado balance entre fotosíntesis y transpiración. El consumo de CO₂ necesario para la fotosíntesis es muy bajo, por esto un aumento en la concentración de CO₂ atmosférico disminuye la apertura estomática y por lo tanto disminuye la transpiración.

Concentración de O₂- Los efectos del O₂ atmosférico son muy variables y complejos. Dependen de la presencia o no de luz, de la Tº, de la Pp CO₂. En general una elevada concentración de O₂ favorece el cierre de los estomas y por lo tanto disminuye la transpiración. Al parecer el fenómeno se debe a que el O₂ favorece la formación de CO₂ a través de la respiración celular.

Temperatura- En general las altas temperaturas favorecen la transpiración. Sus efectos sobre la apertura estomática varían de una planta a otra, pero en general aumentan la velocidad de pérdida del agua entre 0 y 30 °C. temperaturas superiores a 30 o 40 °C favorecen el cierre de los estomas, en primer lugar porque provocan marchitez temporaria y la pérdida de turgencia del vegetal afecta a las células oclusivas; en segundo lugar porque las altas temperaturas inducen la fotorrespiración en detrimento de la fotosíntesis y con ello provocan un aumento de CO₂, y el cierre estomático. Es probable que temperaturas muy elevadas promuevan la pérdida cuticular de agua, ya que se hace muy necesario refrigerar la hoja.

Velocidad del viento- No tiene un efecto directo sobre la apertura estomática, pero tiene gran efecto sobre la transpiración, debido a que afecta el $\Delta\Psi_w$ a través del estoma. Un factor que puede limitar la transpiración es la capa límite, capa de aire inmóvil adherida a la superficie de la hoja, que posee más alto % de vapor de agua que la atmósfera. El viento barre esta capa límite y cuando aumenta la velocidad del viento la transpiración aumenta.

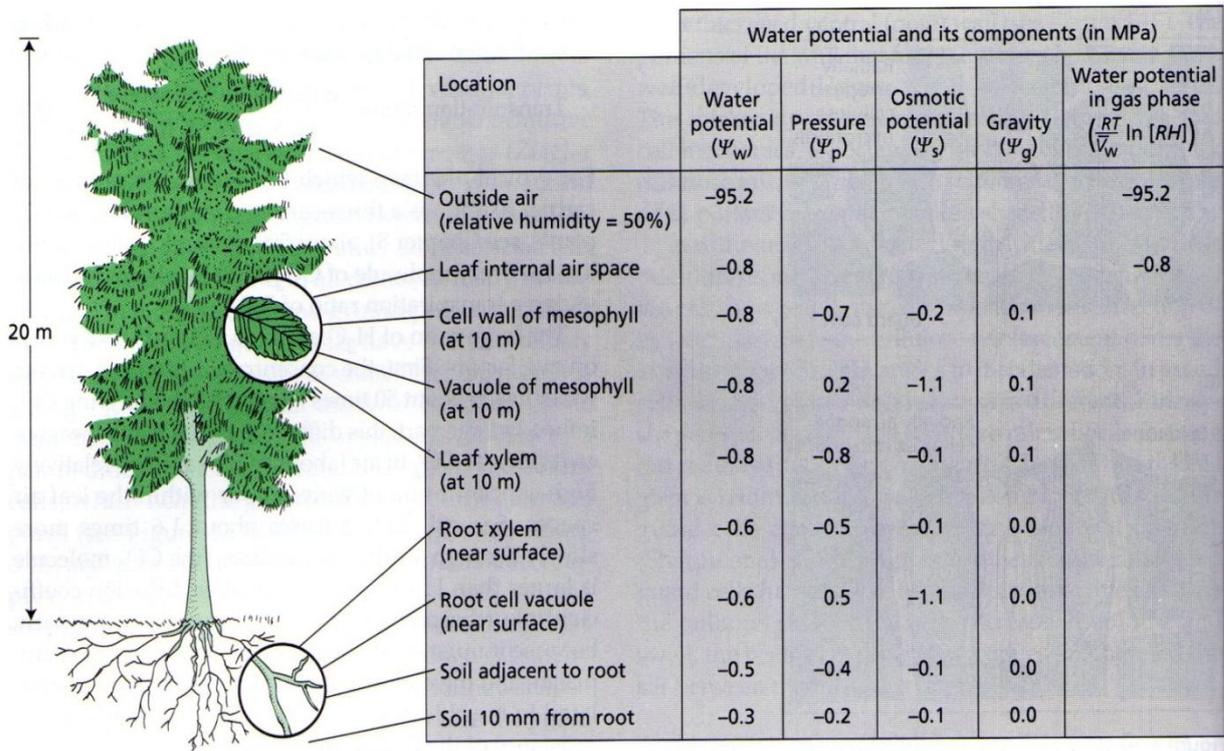


Fig. 15: Valores de Ψ en diferentes puntos del sistema hídrico de una planta

5. ADAPTACIONES DE LAS PLANTAS XEROFITAS

Las adaptaciones a ambientes áridos, permiten reducir la transpiración a fin de compensar el menor aporte de agua a la planta. Las plantas que presentan caracteres xeromorfos heredados genéticamente, se denominan xerófitas y son los pobladores característicos de los ambientes secos.

Cuando algunas plantas mesófitas son sometidas a situaciones anormales a ellas, de prolongada sequía, suelen modificarse adoptando características habituales de plantas xerófitas, de ahí el nombre de caracteres xeromorfos. Dichas adaptaciones son reversibles y cesan paulatinamente cuando vuelven a las condiciones normales e humedad. Entre los caracteres xeromorfos más frecuentes, encontramos:

- Hojas pequeñas -1- o transformadas en espinas -2-, disminuyen la superficie de transpiración,

1



2



- Bajo número de estomas,
- Estomas hundidos, a nivel más bajo que el resto de la epidermis -3-,
- Abundancia de pelos -4-, que rodean y cubren al estoma, ambas características contribuyen a estabilizar una capa relativamente gruesa y muy húmeda, adyacente al ostíolo y que dificulta enormemente la difusión de agua,



- Cutícula gruesa -5- y extensa cutinización de las células del mesófilo,
- Enrollamiento de las hojas, para reducir la superficie de transpiración,
- Disminución de la relación superficie/volumen de la planta,



Fig. 16: Detalle de hojas con estructuras que disminuyen la pérdida de agua

- Aumento de la sensibilidad de los estomas al déficit hídrico de la planta y a la variación de CO_2 ,
- Suculencia -6-, es probable que plantas normalmente no suculentas presenten en ambientes secos adaptaciones de succulencia,
- Fotosíntesis C-4 y CAM, metabolismo especial en el que hay mayor aprovechamiento del CO_2 con menor apertura estomática,
- Sistema radical extenso, aumenta la absorción de agua previniendo el estrés hídrico,
- Tolerancia a bajos Ψ_w en sus tejidos, debido a bajos Ψ_w del suelo en sequía, se logra disminuyendo su Ψ_s a través de la acumulación de solutos. La intensidad del déficit hídrico que puede tolerarse varía según las especies, se han medido desde -0,2 MPa en poroto, -2,5MPa en girasol a -10 MPa en algunas xerófitas. Los solutos

involucrados en el ajuste osmótico son iones inorgánicos, carbohidratos y ácidos orgánicos que se acumulan en las vacuolas de las células de la raíz, bajando así su Ψ_s . Los Ψ_s medidos en especies de suelos salinos como *Limmonium* llegan a -10 MPa y en *Atriplex* -16 a -20 MPa.

Dentro de las plantas de zonas áridas tenemos diferentes clasificaciones:

- Plantas que evaden la sequía. Son aquellas que escapan al fenómeno completando la maduración de semillas en pocas semanas, después de una lluvia (anuales efímeras).
- Plantas que previenen la sequía. Son aquellas que almacenan agua en el período húmedo (suculentas).
- Plantas que resisten la sequía sin modificar su Ψ_w . Presentan características morfológicas o fisiológicas que reducen la pérdida de agua por transpiración o aumentando la absorción.
- Plantas que resisten la sequía bajando su Ψ_w . Son especies que toleran muy bajos déficit hídricos y modifican su Ψ_s para obtener agua del suelo.

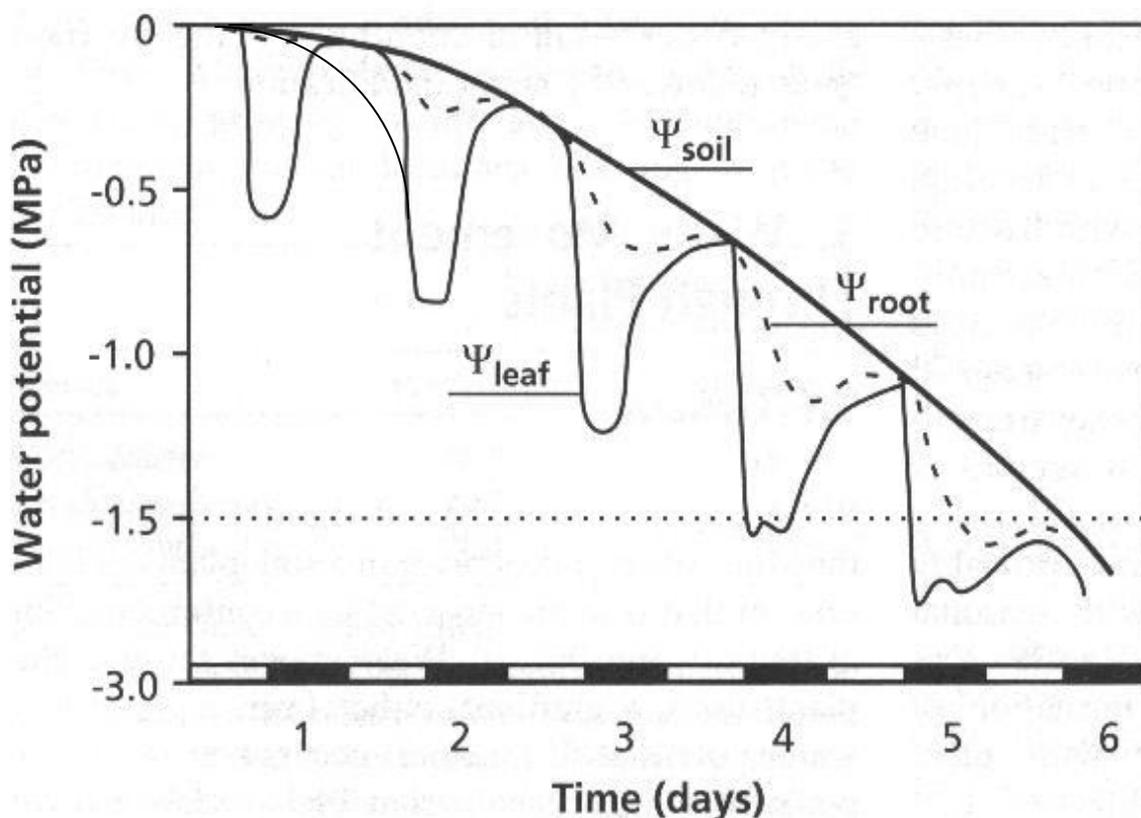


Fig. 17: Gráfica del Ψ de una planta, a lo largo de los días, en un suelo sin riego

BIBLIOGRAFIA

*Alberts, B; Bray, D; Lewis, J; Raff, M; Roberts, K. & Watson, J.D. 2002. Biología Molecular de la Célula. Ed. Omega.

*Salisbury, F. & Ross, C.- 1994- Fisiología Vegetal- Ed. Interamericana- 759 pp.

*Sivori, E.; Montaldi, E. & Caso, O.- 1986- Fisiología Vegetal- Ed. Hemisferio Sur- 681 pp.

*Strasburger, E.- 1986- Tratado de Botánica- 7ma Edición- Ed. Marín S.A.- 1098 pp.

*Taiz, L & Zeiger, E. 1998- Plant Physiology- 2da Edición- Sinauer Assoc. Inc. Pub. Sunderland, Massachusetts- 792 pp.

*Publicaciones científicas varias

ACTIVIDADES

1. Grafica lo datos de la tabla de Presión de vapor de agua en función de la Temperatura, para distintos valores de humedad relativa e indica en qué situación una hoja transpira más, suponiendo las demás condiciones constantes:

A: Temperatura foliar y del aire 20 °C, HR 40%

B: Temperatura foliar 30 °C, HR 40%

Tabla- Presión de Vapor (mm de Hg)

Temperatura °C	Humedad Relativa %					
	0	20	40	60	80	100
20	0	3,51	7,02	10,52	14,03	17,54
25	0	4,75	9,50	14,26	19,01	23,76
30	0	6,36	12,73	19,09	25,46	31,82
35	0	8,44	16,87	25,31	33,74	42,18

2. ¿Cuál de las siguientes plantas perderá agua por transpiración más rápidamente?

A: Una planta en invernadero con 90% HR, Temperatura de la hoja 30 °C y temperatura ambiente 20 °C.

B: Una planta con temperatura de la hoja y del aire 20 °C y 40% de HR.

C: Una planta con temperatura de la hoja y del aire 30 °C y 50% de HR.

Suponga que el aire en los espacios intercelulares está saturado con vapor de agua y los estomas totalmente abiertos.

Datos: Pp de saturación a 20 °C: 17,54 mmHg

Pp de saturación a 30 °C: 31,82 mmHg

3. El flujo de agua (cm^3 de raíz. h^{-1}) hacia una raíz decrece a medida que se va desecando el suelo. Analiza este fenómeno e indica sus causas.

4. Una planta que estuvo en oscuridad durante cierto tiempo y luego pasó a la luz, aumentó la transpiración. Explica a que se debe.

5. ¿Qué efecto tiene la aplicación de abundante abono o el uso de agua de riego con elevada concentración de sales sobre el Ψ_w del suelo y sobre la absorción del agua por parte de la planta?

6. Interpreta el gráfico en el que se representa la marcha de la transpiración -T- y de la absorción -A- en una planta de girasol bien regada, en un día soleado. ¿De qué factores depende la forma de la curva de absorción?

