

# Relaciones hídricas en los vegetales

Julio Chico Ruiz  
Lisi Cerna Rebaza  
Luis Felipe Gonzales Llontop  
Mariel del Rocío Chotón Calvo  
Jesús Ruiz Baca



# RELACIONES HÍDRICAS EN LOS VEGETALES



# RELACIONES HÍDRICAS EN LOS VEGETALES



## AUTORES

Julio Chico Ruiz

Lisi Cerna Rebaza

Luis Felipe Gonzales Llontop

Mariel del Rocío Chotón Calvo

Jesús Ruiz Baca

## **Relaciones hídricas en los vegetales**

Reservados todos los derechos. Está prohibido, bajo las sanciones penales y el resarcimiento civil previstos en las leyes, reproducir, registrar o transmitir esta publicación, íntegra o parcialmente, por cualquier sistema de recuperación y por cualquier medio, sea mecánico, electrónico, magnético, electroóptico, por fotocopia o por cualquiera otro, sin la autorización previa por escrito al Centro de Investigación y Desarrollo Ecuador (CIDE).

### **DERECHOS RESERVADOS**

Copyright © 2022  
Centro de Investigación y Desarrollo Ecuador  
Guayaquil, Ecuador  
<http://www.cidecuador.com>

ISBN: 978-9942-844-69-9  
Impreso y hecho en Ecuador

Dirección editorial: Lic. Pedro Naranjo, Msc.  
Coordinación técnica: Lic. María J. Delgado  
Diseño gráfico: Lic. Danissa Colmenares  
Diagramación: Lic. Alba Gil  
Fecha de publicación: mayo, 2022



Guayaquil - Ecuador

Este libro ha sido revisado por pares externos.

### **Catalogación en la fuente**

Relaciones hídricas en los vegetales / Julio Chico Ruiz, Lisi Cerna Rebaza, Luis Felipe Gonzales Llontop, Mariel del Rocío Chotón Calvo y Jesús Ruiz Baca.-- Ecuador: Editorial CIDE, 2022

162 p.: il., gráficos; 21 x 29, 7 cm.

ISBN: 978-9942-844-69-9

1. Biotecnología vegetal 2. Biología

## **Semblanza de los autores**

### **Julio Chico Ruiz**



Graduado de Bachiller en Ciencias Biológicas en el año 1986. Título de Biólogo, con Maestría en Microbiología Industrial y Biotecnología y Doctorado en Ciencias Biológicas. Todos los grados y títulos obtenidos en la Universidad Nacional de Trujillo, Trujillo-Perú. Actualmente es docente-investigador de la Facultad de Ciencias Biológicas, de la misma Universidad, y dicta los cursos de Fisiología, Patología y Biotecnología Vegetal. Profesor visitante en las Universidades César Vallejo (Trujillo) y del Santa (Chimbote- Ancash). Becado para estudios de posgrado en la Estación Experimental del Zaidín (Granada-España) y becas cortas en Uruguay y México. Con más de 100 publicaciones en diferentes revistas científicas nacionales y extranjeras.

### **Lisi Cerna Rebaza**



Bachiller en Ciencias Biológicas. Título de Biólogo, graduada en la Universidad Nacional de Trujillo (Perú), con Maestría en Educación mención en Docencia y Gestión Educativa, Diplomado en Docencia Universitaria y Diplomado en Metodología de la Investigación Científica. Actualmente es jefa del Área de Ciencias en El Cultural American School de Trujillo. Docente-Investigador del Programa Diploma IB-Bachillerato Internacional de dicha institución, con participaciones internacionales en Biología Cat. 1, Biología Cat. 2 y Monografía Cat. 3. Tiene numerosas publicaciones en revistas indexadas y no indexadas relacionadas a la Fisiología y Patología Vegetal.

### **Luis Felipe Gonzales Llontop**



Bachiller en Ciencias Biológicas. Biólogo de profesión. Maestro en Educación con mención en Docencia e Investigación. Doctor en Ciencias Biomédicas, graduado en la Universidad Nacional de Trujillo. Docente nombrado de la Facultad de Educación y Ciencias de la Comunicación (FECICO) de la Universidad Nacional Toribio Rodríguez de Mendoza de Amazonas. Docente a nivel pregrado de las asignaturas de Botánica, Biología Molecular y Celular, Anatomía y Fisiología Humanas Aplicadas, Medio Ambiente, Biofísica, entre otras. Ha sido ganador de diferentes concursos de investigación a nivel nacional. Desde el año 1995 ha publicado diferentes artículos científicos en revistas indexadas hasta la actualidad.

## **Mariel del Rocío Chotón Calvo**



Bachiller en Ciencias Físicas y Matemáticas. Licenciada en Estadística. Maestra en Educación con mención en Docencia y Gestión Educativa. Doctora en Gestión Pública y Gobernabilidad. Docente de Estadística a nivel de pregrado, y docente de Estadística e Investigación a nivel de posgrado en la maestría de Gestión Pública, y en el doctorado de Ciencias para el Desarrollo Sustentable en la Universidad Nacional Toribio Rodríguez de Mendoza de Amazonas. Directora del Instituto de Estudios Estadísticos y Control de Calidad (IEC) en la Universidad Nacional Toribio Rodríguez de Mendoza de Amazonas.

## **Jesús Ruiz Baca**



Nació en La libertad, en 1968, cursó sus estudios primarios y secundarios en Chimbote. Es Biólogo y especialista en Biología Molecular y Genética de la Universidad Nacional de Trujillo, Perú. Ha seguido estudios de Post grado en la Universidad Nacional de Trujillo; Maestría en Ciencias: Biotecnología y fermentaciones Industriales, Doctorando en Ciencias Biomédicas, Universidad Cesar Vallejo; Maestría en Docencia Universitaria, y la Universidad Nacional del Santa; Doctorando en Biotecnología. Especialista en Autoevaluación Universitaria. Asamblea Nacional de Rectores – DGICU. Asesor y jurado de tesis de pregrado y postgrado. Ganador “Proyectos de investigación” primer puesto, CONCYTEC – 1997. Docente Investigador, ha desarrollado, en pre y post grado, las asignaturas de: Metodología de la Investigación Científica, Biología Celular y Molecular, Microbiología y Parasitología, Inmunología, Genética, Fisiología Vegetal, Biología Vegetal, Botánica. Actualmente realiza docencia en la Universidad Nacional del Santa, Universidad Nacional Mayor de San Marcos y Universidad Nacional de Barranca.

## **Agradecimiento**

Durante el desarrollo de la etapa de observación y análisis de nuestro proyecto, en ese momento entendimos cuál había sido el propósito de vida que nos habíamos propuesto, docencia e investigación. Nuestro agradecimiento a nuestras universidades, la alma mater.

Gracias a Dios y al esfuerzo de los colaboradores, todo lo demás fue excelente, y culminamos nuestra labor, con esta publicación.

Esposas, hijos, familiares, amigos, que han influenciado para realizar esta publicación, déjenme decirles que los amamos, y con todo nuestros anhelos e ímpetus fuimos capaces de cumplir nuestros objetivos.

## Contenido

Semblanza de los autores. ....	6
Agradecimiento.....	8
Introducción.....	18

### Capítulo 1

#### Introducción a la fisiología vegetal

¿Qué aspectos limitan aumentar su producción y mejorar su calidad en las plantas? .....	20
¿Cuál es el reto que se plantea la biología de las plantas? .....	20
¿Qué estudia la fisiología vegetal? .....	20
¿Cuál es su objeto de estudio? .....	21
¿Con qué ciencias se relaciona y cuáles son sus proyecciones? .....	21
¿Cómo la fisiología vegetal apoya al desarrollo de la agricultura? .....	21
¿Son los factores hereditarios y ambientales los que afectan la fisiología de las plantas? .....	22
¿Existe interrelaciones de factores bióticos y abióticos en la fisiología de las plantas? .....	22
¿Cuáles son los avances técnicos que repercuten enormemente en el desarrollo de la Fisiología Vegetal?.....	24

### Capítulo 2

#### Relaciones energéticas y potencial del agua

¿Cuál es la importancia del agua para los seres vivos? .....	27
¿Por qué las sustancias se disuelven con facilidad en el agua? .....	27
¿Cuáles son las características físico-químicas del agua?.....	27
¿Por qué el agua es líquida a temperatura ambiente? .....	28
¿A qué se denomina cohesión? .....	29
¿Cuáles son las funciones del agua en la planta? .....	29
¿Cuáles son los fenómenos fisiológicos básicos? .....	30
¿Cuál es la unidad funcional básica de las plantas? .....	30
¿Cómo es la organización estructural de una célula vegetal? .....	31
¿Cuáles son las características de la pared celular? .....	31
¿Cuáles son las características de la membrana citoplasmática? .....	32
¿Qué viene a ser el plasmalema y el tonoplasto? .....	33
¿Cómo se difunden las moléculas polares? .....	34
¿Cómo se transportan las sustancias a través del plasmalema? .....	34
¿Cuál es la función de las acuaporinas en la permeabilidad de la membrana? .....	34
¿Qué es una plastida? .....	35
¿Cuáles son las funciones de la vacuola? .....	36
¿Que son las acuaporinas? .....	38
¿Cómo es la constitución química de las acuaporinas? .....	38

¿Cómo intervienen las acuaporinas en la transpiración? .....	39
¿Cuál es el rol de las acuaporinas en el crecimiento y desarrollo de las plantas? .....	39
¿Qué características presentan las acuaporinas? .....	39
¿Cuál es la definición de energía? .....	40
¿Cómo se define la entalpía? .....	40
¿Cómo se define la entropía de una sustancia? .....	41
¿Cuál es la diferencia entre entalpía y entropía? .....	42
¿Cuál es la relación entre entalpía y entropía? .....	42
¿Cuál es la definición de difusión y porque es importante? .....	43
¿De qué depende la velocidad de difusión? .....	43
Ley de difusión de Fick.....	44
Efecto de la temperatura.....	45
Flujo de masa .....	45
¿Qué es la ósmosis? .....	45
¿Cómo se define el potencial químico en relación al contenido del agua en la célula vegetal? ..	45
¿Cuál es la fórmula desarrollada del potencial químico de una especie? .....	46
¿Cuál es la definición de potencial hídrico? .....	46
¿Cuál es el potencial del agua pura? .....	47
¿Cómo se define el intercambio del agua en la planta o en la relación suelo-planta? .....	47
¿En qué unidades se mide el potencial hídrico? .....	48
¿Cuáles son los componentes del potencial hídrico? .....	48
¿Qué elementos determinan el potencial hídrico? .....	49
¿Cuál es la expresión matemática del potencial hídrico? .....	49
¿Influye la temperatura en la determinación del potencial hídrico? .....	49
El agua se desplaza de célula a célula, ¿qué motiva este desplazamiento? .....	50
¿Cómo es la relación entre el potencial del agua y sus dos principales componentes? .....	52
¿Cuáles son las características del potencial osmótico en el suelo? .....	54
¿Qué podemos inferir del diagrama de Hofler? .....	55
¿Qué factores afectan el potencial hídrico? .....	55
¿Cuáles son las características del potencial hídrico en el suelo? .....	56
¿Por qué el potencial hídrico de la atmósfera es más negativo que el potencial hídrico del suelo? .....	56
¿Hay relación entre el potencial hídrico de la atmósfera ( $\Psi$ ) y la humedad relativa? .....	57
¿Cómo se calcula el potencial hídrico de la atmósfera? .....	57
¿Cuál es la variable que permite estudiar el estado hídrico de una planta? .....	59
¿Cuáles son las características del potencial mátrico? .....	59
¿Qué son los osmolitos? .....	59
¿Cómo se explica el proceso de imbibición? .....	60
¿Cuál es el potencial que permite calcular las fuerzas que causan la imbibición? .....	60
Resumen.....	61
Referencias.....	64

**Capítulo 3**  
**Absorción y transporte de agua**

¿Cuáles son las características del suelo? .....	67
¿Cuáles son las características físicas del suelo? .....	68
¿Por qué es perjudicial un suelo compactado? .....	69
¿Cuáles son las propiedades físicas del suelo? .....	70
¿Cuáles son los tipos de uniones del agua al suelo? .....	70
¿Cuáles son los componentes del potencial hídrico en el suelo? .....	71
¿Cuáles son los valores normales de potencial hídrico de un suelo? .....	71
¿Cuál es el valor del potencial hídrico de un suelo saturado con agua? .....	71
¿Cómo se define la capacidad de campo y el punto de marchitez permanente? .....	71
¿Para qué utilizan las plantas los minerales del suelo? .....	72
¿Cuál es la relación entre el potencial mátrico y la humedad aprovechable? .....	73
¿Cuáles son las funciones de la raíz? .....	74
¿Qué factores favorecen el desarrollo de las raíces? .....	74
¿Cuál es la función de los pelos radicales? .....	75
¿Qué factores participan en el movimiento del agua desde las raíces hasta las hojas? .....	78
¿Qué provoca la diferencia de potenciales entre el suelo, planta y atmósfera? .....	79
¿Cómo es la absorción del agua por las raíces? .....	79
¿Cuál es la trayectoria del agua en la raíz? .....	80
¿Qué función cumple la endodermis en el ingreso y traslado del agua por la raíz? .....	81
¿Qué condiciones debe tener un suelo para que el agua esté disponible para las raíces? .....	82
¿Cuál es la zona radicular de mayor absorción de agua? .....	83
¿Cómo se extiende la fase de agua líquida en una planta de crecimiento activo? .....	84
¿Cuál es la ruta del agua al ingresar a las raíces? .....	84
¿Qué características presenta el xilema? .....	85
¿Cómo se explica el transporte del agua en el xilema? .....	85
¿Qué demuestra el principio de Bernoulli? .....	86
¿Cómo es el transporte del agua a largas distancias (xilema)? .....	86
¿Cómo es el movimiento del agua en las hojas? .....	87
¿Cómo se origina la presión radical? .....	87
¿En qué se sustenta la teoría cohesión-tensión? .....	88
¿Las columnas de agua en el xilema se pueden romper? .....	89
¿De qué depende la captación de agua y nutrientes del suelo por las raíces de las plantas? .....	90
¿Intervienen las acuaporinas en la absorción de CO <sub>2</sub> ? .....	92
¿Cuál es la composición química de las acuaporinas? .....	93
¿Cómo son las relaciones hídricas en plantas enfermas? .....	93

¿A qué se denominan plantas hidroestables? .....	94
¿Qué caracteriza a las plantas hidrolábiles? .....	95
¿En qué circunstancias se presenta el ajuste osmótico? .....	95
Resumen.....	96
Referencias.....	99

#### Capítulo 4 Transpiración

¿Cómo se define el proceso de transpiración? .....	101
¿Qué tipos de transpiración existen? .....	101
¿Cómo es la transpiración por la cutícula? .....	101
¿Qué caracteriza la transpiración lenticular? .....	102
¿Por qué la transpiración se relaciona con la fotosíntesis? .....	102
¿Cuántas etapas incluye el proceso de transpiración? .....	102
¿Cómo se reparte el agua absorbida por la planta? .....	103
¿Cuál es la magnitud del proceso de transpiración? .....	103
¿Por qué el agua de las plantas tiende a pasar a la atmósfera? .....	103
¿Cuáles son las características distintivas de las células oclusivas? .....	105
¿Por qué las células oclusivas al estar turgentes provocan la apertura de los estomas? .....	107
¿Cuál es la función de los estomas? .....	107
¿Qué métodos se puede utilizar para medir la transpiración? .....	108
¿Cómo el método del potómetro mide la transpiración? .....	108
¿Cuál es la diferencia entre el método de las pesadas y el lisímetro? .....	108
¿Cómo se expresan los resultados de la medida de la transpiración? .....	109
¿Cómo la difusión de un gas, a través de los estomas, se relaciona con la distancia entre ellos? .....	109
¿Cómo es el efecto de la abertura estomática en la velocidad de la transpiración? .....	109
¿Qué relación se presenta entre el índice estomático (IE) y la densidad estomática (DE) durante la transpiración? .....	110
¿Cuál es la importancia de la conductancia estomática en el proceso de transpiración? .....	110
¿Cuáles son los factores externos que afectan a la velocidad de transpiración? .....	111
¿Cómo afecta la humedad atmosférica el proceso de transpiración? .....	111
¿Por qué a mayor humedad del suelo favorece una mayor transpiración? .....	111
¿La concentración de CO <sub>2</sub> en la atmósfera afecta la velocidad de la transpiración? .....	111
¿Cómo la iluminación afecta el proceso de transpiración? .....	112
¿De qué otros factores dependen la concentración de oxígeno para afectar la transpiración?... ..	112
¿Por qué las temperaturas elevadas favorecen la transpiración? .....	113

¿La velocidad del viento tiene un efecto directo sobre la abertura estomática? .....	113
¿Por qué la apertura de los estomas resulta de la acumulación de iones, principalmente $K^+$ en las células oclusivas? .....	113
¿Qué otros iones son necesarios para mantener la electroneutralidad cuando se abren los estomas? .....	114
¿Cómo se explica el mecanismo de apertura estomática? .....	114
¿Cuál es el producto final de la degradación del almidón en las células oclusivas? .....	114
¿Por qué el proceso de apertura estomática requiere $CO_2$ ? .....	114
En el mecanismo de apertura estomática ¿qué etapas requieren energía?.....	115
¿Cómo es la salida y entrada de $K^+$ en la apertura estomática? .....	116
¿La concentración de malato disminuye con el encierre de los estomas? .....	116
¿Cómo el $CO_2$ afecta la abertura estomática? .....	116
¿La acción del $CO_2$ en la abertura estomática está mediada por los cambios de acidez que provoca en las células oclusivas? .....	117
¿La concentración de $CO_2$ explica el cierre de los estomas en el día, en las plantas suculentas? .....	117
¿Cómo interviene el ABA en el cierre de los estomas? .....	117
¿Cómo la humedad atmosférica afecta la abertura estomática? .....	118
La luz azul ¿interviene en la abertura estomática? .....	118
¿Cómo se explican las oscilaciones periódicas de la abertura estomática y de la transpiración? .....	119
¿Cuáles son los caracteres xeromórficos que afectan la velocidad de transpiración? .....	119
¿Qué caracteriza la transpiración de las plantas C4 y C3? .....	119
¿De qué depende la tasa de transpiración en las hojas? .....	120
¿Qué tipos de resistencia se presenta cuando se pierde agua por el proceso de transpiración? .....	120
¿Cuáles son las funciones de la transpiración? .....	122
¿Cuáles son las consecuencias de la transpiración? .....	122
¿Qué viene a ser la evapotranspiración?.....	122
¿Cómo se define la gutación y que la caracteriza?.....	124
¿Cómo se define la eficiencia del uso de agua? (EUA, WUE sus siglas en inglés).....	125
¿Cuál es la importancia de WUE? (Eficiencia del uso de agua) .....	125
¿Qué relación existe entre las especies C3 o C4 y EUA?.....	126
¿Cuáles son los otros factores que se relacionan con la EUA? .....	127
Resumen.....	128
Referencias.....	130

**Capítulo 5**  
**Transporte de solutos**

¿Por qué el floema como sistema conductor de solutos?.....	132
¿Hacia dónde se dirigen los azúcares formados en la fotosíntesis? .....	133
¿Cuáles son los elementos del floema? .....	133
¿Cómo se mueven los fluidos en el floema? .....	134
¿Cómo se explica el modelo fuente-sumidero? .....	135
¿Cuáles son las evidencias del transporte del azúcar por el floema? .....	138
¿Cuál es la importancia de los áfidos en la investigación sobre la función del floema? .....	140
¿Cuál es la naturaleza de las sustancias transportadas por el floema? .....	143
¿Cuál es la función de la proteína P? .....	146
¿Qué mecanismos explican el transporte de productos asimilables por el floema? .....	146
¿Cuál es el mecanismo de transporte de solutos por el floema? .....	146
¿Cuáles son las etapas de la carga floemática? .....	147
¿Cómo es la descarga floemática? .....	148
¿Cuáles son las diferencias entre una descarga apoplástica y una descarga simplástica? .....	149
¿Quién propuso la hipótesis de flujo de presión? .....	149
¿Cuál es el principio fundamental de la hipótesis de Münch? .....	149
¿Cuáles son las otras hipótesis que explican el mecanismo del transporte por el floema? .....	152
Resumen.....	154
Referencias.....	156

**Índice de figuras**

<b>Figura 1.</b> Relaciones de la Fisiología Vegetal con otras ciencias. ....	22
<b>Figura 2.</b> La herencia y el ambiente como los factores que determinan los procesos y condiciones fisiológicas de las plantas. ....	22
<b>Figura 3.</b> Influencia del ambiente y el potencial genético de las plantas en los procesos fisiológicos de los cultivos. ....	23
<b>Figura 4.</b> Algunas publicaciones que permiten conocer los avances técnicos que ayudan al desarrollo de la Fisiología Vegetal. ....	24
<b>Figura 5.</b> Interrelaciones de los factores bióticos y abióticos que alteran y modifican la respuesta fisiológica de las plantas. ....	25
<b>Figura 6.</b> Propiedades físico-químicas del agua .....	28
<b>Figura 7.</b> Composición de la pared celular. ....	32
<b>Figura 8.</b> Modelo de la estructura de una membrana. ....	33
<b>Figura 9.</b> Transporte de moléculas a través de las membranas. ....	35
<b>Figura 10.</b> Ósmosis y regulación del equilibrio hídrico. ....	36
<b>Figura 11.</b> Diferentes tipos de plastidios. ....	37
<b>Figura 12.</b> Ubicación de la vacuola en la célula vegetal. ....	37

<b>Figura 13.</b> Estructura de las acuapoprinas. ....	38
<b>Figura 14.</b> En un péndulo con movimiento perfecto, la energía (E) se mantiene constante, y en todos los puntos es la suma de la energía cinética (E) más la energía potencial (E). ....	40
<b>Figura 15.</b> La entropía como nivel de desorden de un sistema. ....	41
<b>Figura 16.</b> La entropía de un sólido es menor que la de un gas. ....	42
<b>Figura 17.</b> Modelos para sistemas con difusión. ....	44
<b>Figura 18.</b> Los tres factores que normalmente determinan el potencial hídrico son (a) la gravedad, (b) la presión, y (c) la concentración de solutos en una disolución. ....	50
<b>Figura 19.</b> Movimientos del agua .....	51
<b>Figura 20.</b> Difusión de agua a favor de un gradiente de potencial hídrico.....	52
<b>Figura 21.</b> Fórmulas utilizadas para determinar el potencial hídrico. ....	53
<b>Figura 22.</b> Diagrama de Hofler para explicar la turgencia y plasmólisis en relación al potencial hídrico. ....	54
<b>Figura 23.</b> Potencial hídrico y sus componenetes (en MPA). ....	58
<b>Figura 24.</b> Relación entre la humedad atmosférica (expresada tanto en términos de presión de vapor como de densidad de vapor) y la temperatura del aire en condiciones de aire saturado (HR = 100%) y HR del 50% y 25%. ....	58
<b>Figura 25.</b> Incremento de peso en semillas de mortiño ( <i>V. meridionale</i> ) durante el proceso de imbibición. ....	60
<b>Figura 26.</b> Dimensiones de las partículas del suelo. ....	68
<b>Figura 27.</b> Tipos de agua en relación con la retención en el suelo. ....	72
<b>Figura 28.</b> La humedad aprovechable corresponde al agua retenida entre los dos límites de potencial, y es el agua que las plantas pueden absorber sin dificultad. ....	73
<b>Figura 29.</b> Distribución del agua en el suelo. ....	74
<b>Figura 30.</b> Factores que favorecen el desarrollo de las raíces. ....	75
<b>Figura 31.</b> Raíz de <i>Brachypodium distachyon</i> mostrando la zona meristemática donde hay división celular, la zona de elongación, donde las células se extienden en un eje longitudinal y la zona de diferenciación, donde desarrollan los pelos radiculares. ....	77
<b>Figura 32.</b> Distribución de los pelos radicales en el suelo. ....	77
<b>Figura 33.</b> Representación esquemática de algunos factores que regulan la elongación de los pelos radiculares (a) y su iniciación (b) en <i>Arabidopsis</i> . ....	78
<b>Figura 34.</b> Rutas simplástica y apoplástica. ....	81
<b>Figura 35.</b> Ubicación de la banda de Caspary. ....	82
<b>Figura 36.</b> El agua entra con rapidez a través de aquellas regiones de la raíz que ofrecen menos resistencia.....	83
<b>Figura 37.</b> Estructura de la banda de Caspary. ....	84
<b>Figura 38.</b> Camino que recorre el agua por el interior de las traqueidas y de las tráqueas. ....	86
<b>Figura 39.</b> A: Modelo simplificado que demuestra la teoría de la cohesión-adhesión-tensión. B: La transpiración por las hojas es suficiente para crear una presión negativa. ....	90
<b>Figura 40.</b> La planta como una vía de paso de agua desde el suelo (alto potencial hídrico) a la atmósfera (bajo potencial hídrico). Modelo de resistencias. ....	91
<b>Figura 41.</b> Vías del agua y CO <sub>2</sub> en las hojas y la localización de las acuaporinas. ....	92
<b>Figura 42.</b> Localización de las aquaporinas en varias membranas de los organelos. ....	93
<b>Figura 43.</b> Representación del potencial hídrico en los diferentes puntos en el camino seguido por el agua desde el suelo a la atmósfera a través de la planta. ....	104

<b>Figura 44.</b> Representación del potencial hídrico en los diferentes puntos en el camino seguido por el agua desde el xilema a la atmósfera a través del mesófilo de la hoja. ....	105
<b>Figura 45.</b> Mecanismo de apertura y cierre de los estomas. ....	106
<b>Figura 46.</b> Disposición de las microfibrillas de celulosa y distribución de los iones de K <sup>+</sup> , Cl <sup>-</sup> y agua según los estomas estén abiertos o cerrados. ....	107
<b>Figura 47.</b> Mecanismo de apertura y cierre de los estomas. ....	115
<b>Figura 48.</b> La hormona Ácido Abscísico (ABA) induce el cierre estomático. ....	118
<b>Figura 49.</b> Resistencias a la difusión. ....	121
<b>Figura 50.</b> Proceso de evapotranspiración. ....	123
<b>Figura 51.</b> Relación entre la evaporación y la transpiración (evapotranspiración). ....	123
<b>Figura 52.</b> Fenómeno de gutación. ....	124
<b>Figura 53.</b> Esquema de un hidátodo. ....	125
<b>Figura 54.</b> Los fotoasimilados (sustancias sintetizadas a partir del CO <sub>2</sub> y de la energía solar). ....	132
<b>Figura 55.</b> Placa cribosa en floema. ....	133
<b>Figura 56.</b> Diagrama de la hoja que muestra los caminos seguidos por las moléculas de agua de la corriente de transpiración a medida que se mueven desde el xilema de un vaso menor hacia las células mesofíticas. ....	134
<b>Figura 57.</b> Diagrama que muestra los elementos básicos en la circulación del agua, iones inorgánicos, y fotoasimilados en la planta. ....	136
<b>Figura 58.</b> Estructura interna de los tubos cribosos. ....	137
<b>Figura 59.</b> Proceso del transporte de solutos. ....	137
<b>Figura 60.</b> Diferenciación entre fuentes y sumideros en una planta. ....	139
<b>Figura 61.</b> Esquema donde se muestra la diferencia de función entre los órganos fuente y los sumideros. También se indican los principales órganos de la planta que actúan como fuente o como sumidero. ....	139
<b>Figura 62.</b> Diagramas de una planta en (a) estado vegetativo y (b) estado fructífero. ....	140
<b>Figura 63.</b> El anillado. ....	141
<b>Figura 64.</b> Experiencia que demuestra la existencia de los fotoasimilados recién sintetizados por una hoja en los tubos cribosos del floema. Para la misma se empleó CO <sub>2</sub> radiactivo. ....	142
<b>Figura 65.</b> Un áfido alimentándose sobre un tallo. ....	142
<b>Figura 66.</b> Naturaleza de las sustancias transportadas. ....	144
<b>Figura 67.</b> Naturaleza de las sustancias transportadas: azúcares no reductores. ....	145
<b>Figura 68.</b> Naturaleza de las sustancias transportadas: concentraciones en las que se encuentran en los vasos del floema. ....	145
<b>Figura 69.</b> Presencia de la proteína P en la placa cribosa. ....	146
<b>Figura 70.</b> Descarga de solutos en las hojas. ....	147
<b>Figura 71.</b> El modelo de Münch del mecanismo básico del flujo a presión. ....	150
<b>Figura 72.</b> Mecanismo del flujo por presión que actúa en la planta. ....	151
<b>Figura 73.</b> Principales hipótesis sobre el mecanismo del transporte por el floema: corriente protoplasmática y transporte polar. ....	152
<b>Figura 74.</b> Principales hipótesis sobre el mecanismo del transporte por el floema: flujo de masa (Münch) y difusión activada. ....	153

**Índice de tablas**

<b>Tabla 1.</b> Principales fenómenos fisiológicos. ....	30
<b>Tabla 2.</b> Potenciales hídricos de varios tejidos vegetales. ....	53
<b>Tabla 3.</b> Cantidad de agua (litros) consumida por diferentes cultivos para producir un Kg de materia seca (MS) de planta entera, grano o tubérculo. ....	126
<b>Tabla 4.</b> Componentes, procesos y prácticas que modifican la EUA, según Micucci (2008)...	126
<b>Tabla 5.</b> Ejemplos de velocidades medidas en el floema en distintas especies vegetales.....	143
<b>Tabla 6.</b> Ejemplo de la composición del fluido floemático del ricino ( <i>Ricinus communis</i> ) ...	144
<b>Tabla 7.</b> Diferencias observadas en las descargas apoplástica y simplástica en el transporte de solutos en plantas. ....	149

## **Introducción**

*“Escribir es agregar un cuarto a la casa de la vida”*

Adolfo Bioy Casares (1941-1999), escritor argentino

Las plantas van adquiriendo importancia según como desarrolle la tecnología. Su plasticidad permite realizar mejoramientos, mediante transgénicos, mutaciones u otros, los cuales son aprovechadas por los investigadores y empresarios para beneficiar a la humanidad mediante una aplicación masiva tecnológica.

Esto nos permite seguir investigando, en este caso, la fisiología de una planta, en especial sus relaciones hídricas debido a que más del 80%, del peso del tejido vegetal, es agua implicada en la absorción, translocación y en su metabolismo.

Desde que la plántula emerge del suelo, sus raíces absorben agua junto con las sales minerales disueltas en el suelo, estas llegan hasta la xilema y son translocados en toda la extensión del tallo hasta llegar a las hojas y ser eliminados en forma de vapor, la transpiración.

En este libro también analizamos los procesos hídricos mediante las propiedades físico-químicas del agua y de los tejidos vegetales. También incluimos la participación del floema en el transporte de solutos.

Este es el enfoque que alcanzamos al lector sobre las relaciones hídricas en los tejidos vegetales, esperamos sus sugerencias para una mejora posterior del mismo y que también sea considerado un libro texto de consulta para profesores, alumnos e investigadores.

**Los Autores**

# 1

# Introducción a la fisiología vegetal



# 1

## Introducción a la fisiología vegetal

***¿Qué aspectos limitan aumentar su producción y mejorar su calidad en las plantas?***

- a. La manipulación del metabolismo primario puede afectar al crecimiento y desarrollo de la planta.
- b. El crecimiento y desarrollo de las plantas naturales y, por supuesto, de las manipuladas genéticamente está afectado por las fluctuaciones ambientales que pueden influir adversamente sobre el objetivo perseguido.

Muchas de las aplicaciones de la ingeniería genética requieren que el producto objeto de manipulación se produzca en el lugar y en el momento adecuado de la vida de la planta, esto es, debe incorporarse de forma adecuada en el programa de desarrollo de la planta.

***¿Cuál es el reto que se plantea la biología de las plantas?***

En estos momentos no es sólo mejorar los productos agronómicos o forestales, sino la obtención de nuevos productos o procesos: nuevos polímeros, fármacos, absorción de metales contaminantes (biorremediación), etc.

***¿Qué estudia la fisiología vegetal?***

- Es la ciencia que estudia cómo funcionan las plantas, esto es, qué ocurre en las plantas que las mantiene vivas.
- Explica a través de leyes físicas y químicas cómo las plantas son capaces de utilizar la energía de la luz para a partir de sustancias inorgánicas, sintetizar moléculas orgánicas.
- Explica, siguiendo un programa de desarrollo endógeno, cómo son capaces de reproducirse y cómo adaptan dicho programa al ambiente particular de cada momento.
- Explica cómo integran dichos procesos en el espacio y en el tiempo y su modulación por el medio ambiente para llevar a buen término el desarrollo del organismo planta.

- Estudia cómo funcionan las plantas y explica los fundamentos físicos de dicho funcionamiento sobre bases estructurales a diferentes niveles: molecular, celular, de tejidos, de órganos y de planta entera.
- Explica los mecanismos de crecimiento y desarrollo de las plantas y sus respuestas a los agentes externos.
- Para Lira (2007) la fisiología vegetal es el estudio del funcionamiento de las plantas a nivel celular y a nivel comunidad, y analiza los procesos y funciones que gobiernan su crecimiento y desarrollo, debido a cambios en el ambiente que las rodea. Por proceso debe entenderse una secuencia continua y natural de eventos en plantas vivas, como fotosíntesis, respiración, absorción de iones, translocación, apertura y cierre estomático, transpiración, floración y formación de semillas. Una función es la actividad natural de una célula, tejido, órgano, sustancia química, etc.

### ***¿Cuál es su objeto de estudio?***

El objeto de estudio de la fisiología vegetal es la interdependencia de las estructuras vegetales, su organización, su funcionamiento metabólico y regulación que permitirá el crecimiento y desarrollo de las plantas.

### ***¿Con qué ciencias se relaciona y cuáles son sus proyecciones?***

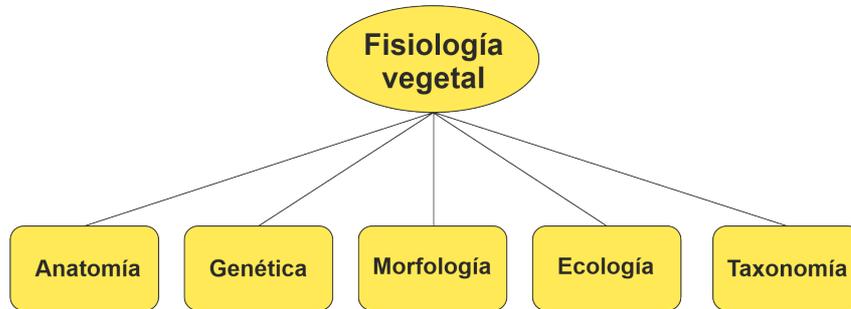
Esta disciplina científica se nutre, integra y participa de otras disciplinas como la Bioquímica, Biología Molecular, Genética y la Patología, y puede permitir nexos de unión entre las áreas más descriptivas de la Morfología, Ecología de Sistemas, Botánica, contribuyendo decisivamente a su conocimiento. Su proyección está orientada a las Ciencias Agrícolas y Forestales, comprendido el cultivo de plantas de interés medicinal e industrial (Figura 1).

### ***¿Cómo la fisiología vegetal apoya al desarrollo de la agricultura?***

Esta ciencia da conocimientos básicos para algunos aspectos prácticos de la agricultura, como el incremento que puede sufrir la eficiencia fotosintética en la conversión de la radiación solar, la determinación de mejores formas de fijación biológica del nitrógeno por las plantas para elevar significativamente los rendimientos, técnicas de tejido de cultivos para reducir el tiempo en programas de mejoramiento genético, el incremento en los rendimientos si se sabe cómo y cuándo los reguladores del crecimiento pueden ser más efectivos en las plantas, etc.

**Figura 1**

*Relaciones de la Fisiología Vegetal con otras ciencias.*



*Nota.* Adaptado de Lira, R.H. (2007). *Fisiología vegetal*. Trillas.(p. 12)

***¿Son los factores hereditarios y ambientales los que afectan la fisiología de las plantas?***

Un principio básico de la fisiología vegetal es reconocer que la herencia y el medio son los factores que regulan los procesos internos y las condiciones de la planta, y que finalmente determinan su crecimiento y desarrollo (concepto de Klebs). Por lo tanto, la forma, el tamaño y funcionamiento de la planta resulta de una compleja serie de interacciones entre la composición genética y el ambiente en el cual creció (Figura 2).

**Figura 2**

*La herencia y el ambiente como los factores que determinan los procesos y condiciones fisiológicas de las plantas.*



*Nota.* Adaptado de Lira, R.H. (2007). *Fisiología vegetal*. Trillas.(p. 13)

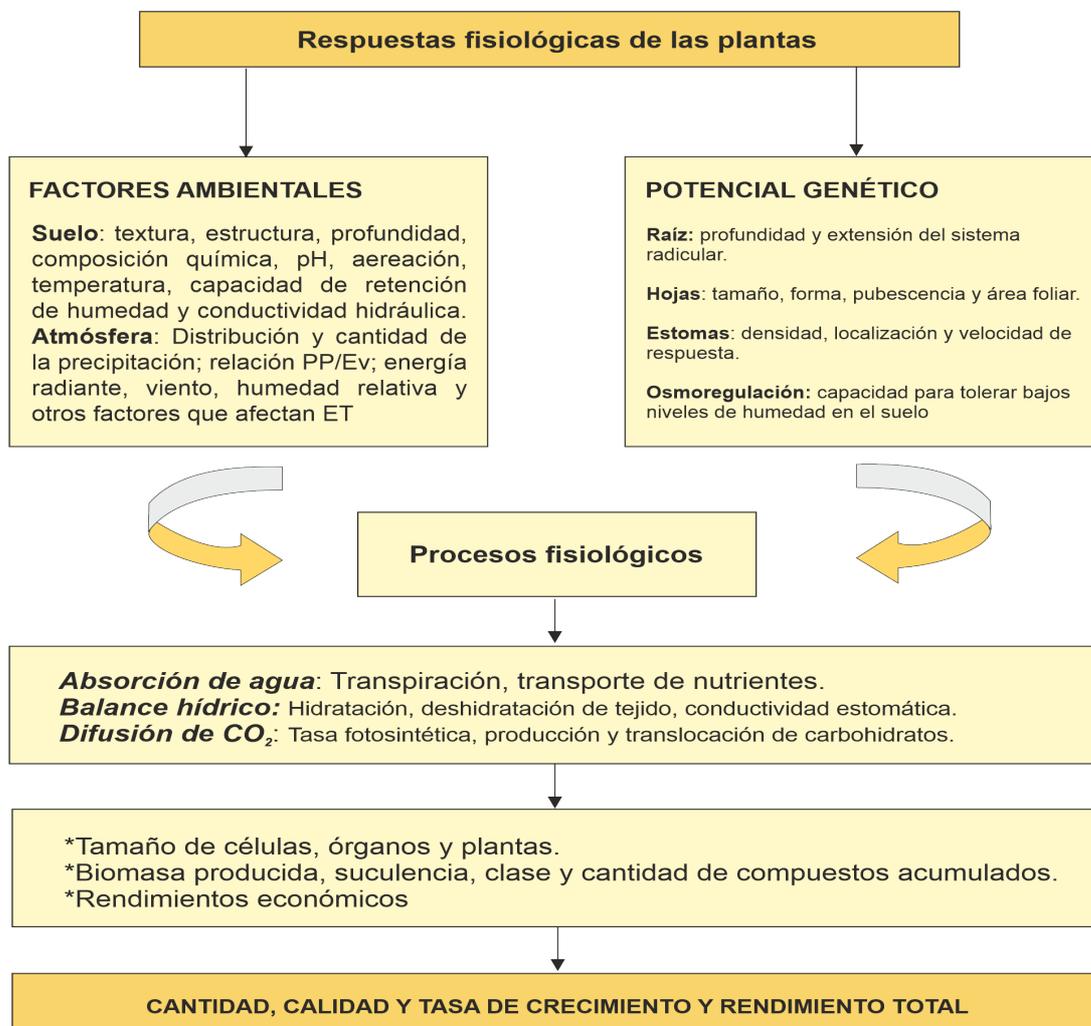
***¿Existe interrelaciones de factores bióticos y abióticos en la fisiología de las plantas?***

Sí existen interacciones entre los factores bióticos y abióticos que regulan y modifican la respuesta fisiológica de las plantas según el ambiente en el que se desarrollan. En el medio ambiente aéreo interactúan la temperatura, la radiación global total y la humedad relativa;

estos factores primarios afectan la transpiración y el balance energético de las plantas. Por otro lado, las propiedades físicas del suelo como textura y estructura, su potencial total de agua y su temperatura influyen en la disponibilidad de agua y nutrientes para la planta, pues solo en función de estos factores se lleva a cabo la disfunción de agua a las raíces y la absorción y translocación de nutrientes a través del tejido conductivo del tallo y las hojas. Uno de los factores bióticos relacionados con las características morfo fisiológicas de las plantas es la estructura de la raíz, del tallo y de la hoja, partes fundamentales en todos los procesos de absorción, transporte de agua y transpiración, que incide directamente sobre su respuesta fisiológica y su comportamiento (Figura 3, 5).

**Figura 3**

*Influencia del ambiente y el potencial genético de las plantas en los procesos fisiológicos de los cultivos.*



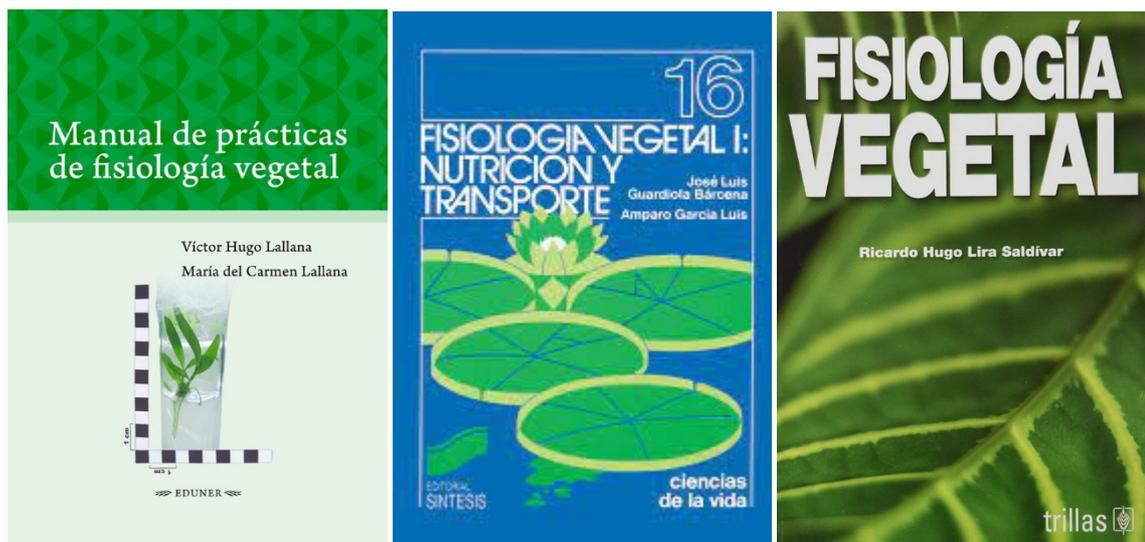
Nota. Adaptado de Lira, R.H. (2007). *Fisiología vegetal*. Trillas. (p. 14)

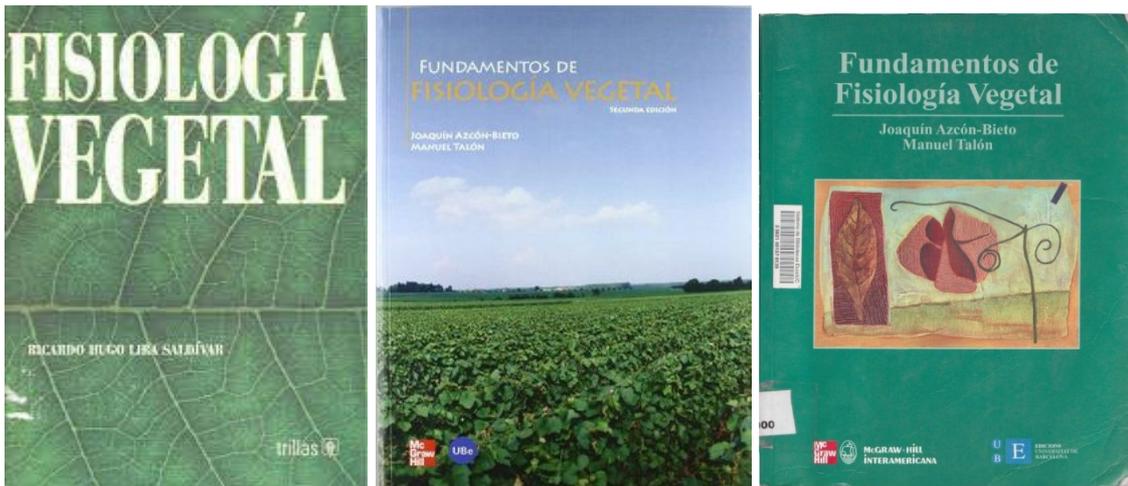
**¿Cuáles son los avances técnicos que repercuten enormemente en el desarrollo de la Fisiología Vegetal?**

- a) Se puede observar mejor las células y los orgánulos vegetales gracias a los avances de la microscopía.
- b) La cromatografía de gases en combinación con la espectrometría de masas (GC-MS) y el uso de anticuerpos permite evaluar con precisión, los factores hormonales del crecimiento y desarrollo.
- c) El análisis cristalográfico mediante rayos X está revelando los mecanismos implicados en la fotosíntesis y la fijación de nitrógeno.
- d) La resonancia magnética nuclear está ayudando a resolver complejas cuestiones estructurales, como es el caso de la pared celular.
- e) El problema del transporte a través de la membrana celular puede abordarse hoy día mediante la técnica del “patch clamp”.
- f) Es posible determinar la concentración iónica a nivel intracelular mediante indicadores luminosos.
- g) Las técnicas del ADN recombinante, como la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) y el ARN antisentido, entre otros, son técnicas que están permitiendo estudiar la propia estructura genética y la regulación de la expresión génica.
- h) El uso de sistemas “modelo” como *Arabidopsis thaliana* está facilitando enfoques y aproximaciones que hasta hace muy poco eran prácticamente inabordables.

**Figura 4**

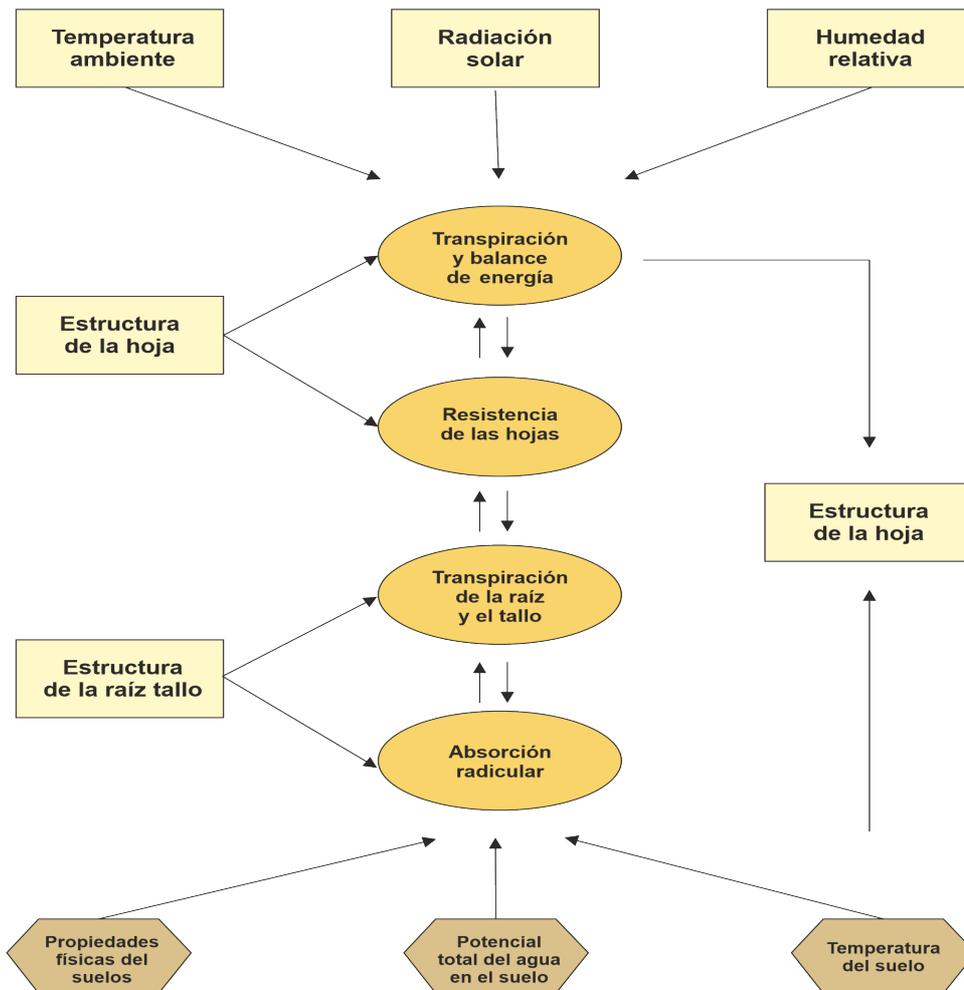
*Algunas publicaciones que permiten conocer los avances técnicos que ayudan al desarrollo de la Fisiología Vegetal.*





**Figura 5**

*Interrelaciones de los factores bióticos y abióticos que alteran y modifican la respuesta fisiológica de las plantas.*



Nota. Adaptado de Lira, R.H. (2007). *Fisiología vegetal*. Trillas.(p. 15)

# 2

## Relaciones energéticas y potencial del agua



## 2

### Relaciones energéticas y potencial del agua

#### *¿Cuál es la importancia del agua para los seres vivos?*

La vida está íntimamente asociada al agua, muy especialmente en su estado líquido y su importancia para los seres vivos es consecuencia de sus propiedades físicas y químicas exclusivas.

#### *¿Por qué las sustancias se disuelven con facilidad en el agua?*

La disposición espacial de los tres átomos que constituyen su molécula, con la consiguiente polaridad de sus cargas eléctricas, facilitan mucho la disolución en agua de otras sustancias. El agua es un disolvente para muchas sustancias tales como sales inorgánicas, azúcares y aniones orgánicos y constituye un medio en el cual tienen lugar todas las reacciones bioquímicas. El agua, en su forma líquida, permite la difusión y el flujo masivo de solutos y, por esta razón, es esencial para el transporte y distribución de nutrientes y metabolitos en toda la planta. También es importante el agua en las vacuolas de las células vegetales, ya que ejerce presión sobre el protoplasma y pared celular, manteniendo así la turgencia en hojas, raíces y otros órganos de la planta (Figura 6).

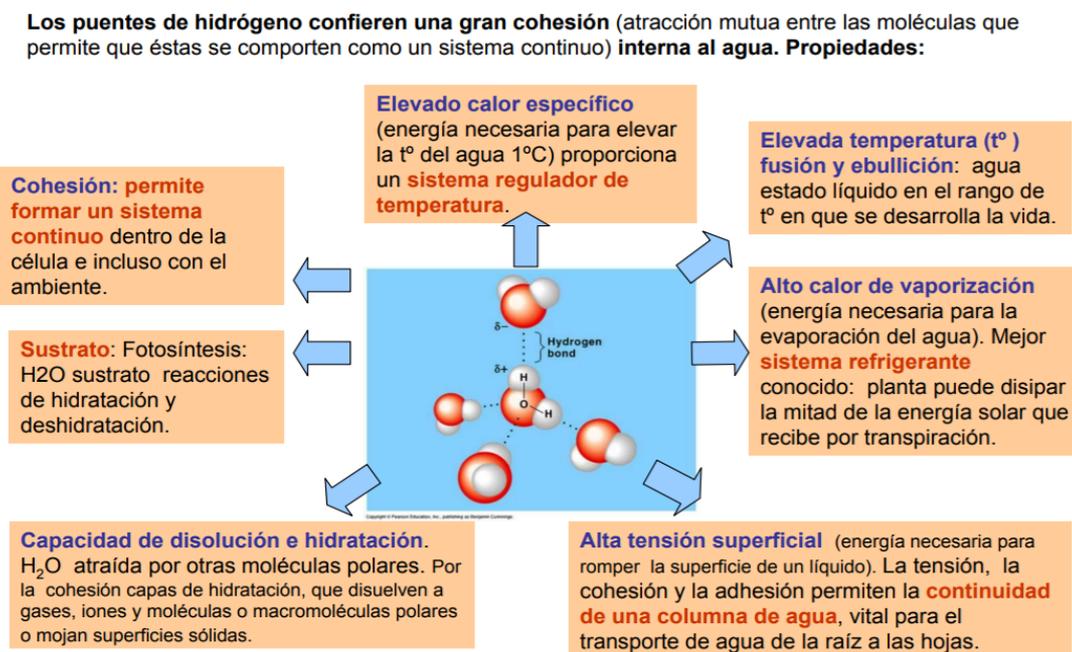
#### *¿Cuáles son las características físico-químicas del agua? (Figura 6)*

- Es un medio excepcional de reacción en el que las moléculas de otras sustancias pueden moverse, chocar entre sí y reaccionar químicamente.
- Su alto calor específico (energía calorífica requerida para elevar la temperatura de una sustancia en un valor determinado).
- Le confiere una considerable estabilidad térmica, propiedad que transmite a los sistemas complejos de los que forma parte, tales como células y órganos de los seres vivos, contribuyendo a su regulación térmica.
- Su elevado calor latente de vaporización (energía necesaria para separar moléculas desde una fase líquida y moverlas hacia una fase gaseosa, a temperatura constante).
- Buena parte de la energía recibida por un sistema que contenga agua se emplea en su evaporación, y no se traduce en un aumento de la temperatura.

- Para el agua a 25°C, este valor es el más alto conocido (10.5 kJ mol<sup>-1</sup>) para un líquido.
- La gran cohesión existente entre las moléculas de agua es debida a la presencia de los puentes de hidrógeno. La interacción entre las moléculas de agua y una superficie (pared celular, por ejemplo) se denomina adhesión.
- Se ponen de manifiesto en los fenómenos de capilaridad e interacción con superficies sólidas.

**Figura 6**

*Propiedades físico-químicas del agua*



Nota. Adaptado de ([https://ocw.bib.upct.es/pluginfile.php/5380/mod\\_resource/content/1/Tema2.pdf](https://ocw.bib.upct.es/pluginfile.php/5380/mod_resource/content/1/Tema2.pdf))

### *¿Por qué el agua es líquida a temperatura ambiente?*

El agua, a temperatura ambiente, es líquida debido a que sus moléculas son **polares** y forma **puentes de hidrógeno** entre sí, esto ocasiona un aumento en las temperaturas de fusión y ebullición. El empaquetamiento de las moléculas de agua en el estado líquido mediante puentes de hidrógeno es, de hecho, más eficaz (más moléculas por unidad de volumen) que en el estado sólido (hielo). Por ello el agua se expande cuando se congela, y existe riesgo de lesión tisular si se congela el agua celular.

### ***¿A qué se denomina cohesión?***

Se denomina cohesión a la tendencia de las moléculas de agua a permanecer unidas por los puentes de hidrógeno. Esta es la razón de porqué las columnas finas de agua en los vasos de la xilema pueden ascender sin romperse hasta la cima de un árbol; la cohesión imprime a la columna una tensión muy alta. La cohesión de las moléculas de agua hace que se requiera una cantidad de energía muy elevada para provocar la evaporación, razón por la cual, la transpiración en las hojas tiene un efecto importante de enfriamiento. Las moléculas de agua son también atraídas por otras moléculas polares y, por tanto, mojan superficies sólidas como las paredes celulares y forman capas de hidratación alrededor de iones y de macromoléculas tales como proteínas.

### ***¿Cuáles son las funciones del agua en la planta?***

Varias funciones de la planta están determinadas por las propiedades del agua y los solutos disueltos en ella. Las funciones del agua en las plantas pueden ser agrupadas en: a) constituyente, b) solvente, c) reactante y, d) mantención del turgor.

*Constituyente:* el agua representa entre el 80 al 90% del peso fresco de la mayoría de las plantas herbáceas, y sobre el 50% de las plantas leñosas. El agua en la célula vegetal se concentra en la vacuola (50-80% del total) y el resto está en la pared (5-40%) y el citoplasma (5-10%). Es el principal constituyente del protoplasma, y además se encuentra asociado a la mayoría de los constituyentes del protoplasma como las proteínas, lípidos, etc. También ocupa un papel importante en la pared celular (50% del volumen está ocupado por agua) y en los espacios intercelulares. Unas pocas plantas, las poiquilohídricas, y órganos vegetales, la mayoría de las semillas, son capaces de tolerar la deshidratación sin perder su viabilidad.

*Solvente:* el agua sirve como solvente para gases, minerales y otros solutos. Disueltos en agua, estos compuestos pueden entrar a la planta y moverse entre los distintos compartimentos. La mayoría de las paredes celulares y las membranas biológicas poseen alta permeabilidad al agua, lo que resulta en una fase líquida relativamente continua que permite el transporte de los solutos hacia distintos puntos de la planta.

*Reactante:* el agua es el sustrato de muchos procesos importantes incluyendo la fotosíntesis y procesos hidrolíticos. Es tan importante como el del CO<sub>2</sub> en la fotosíntesis o el NO<sub>3</sub> en el metabolismo del nitrógeno.

*Mantenimiento del turgor:* la presión ejercida por el agua que entra al protoplasto determina el crecimiento celular. El agua es responsable de la mantención de la forma de las plantas herbáceas y de los órganos jóvenes poco lignificados en las plantas leñosas. Los cambios de turgor permiten explicar la apertura y cierre de estomas y el movimiento de órganos como hojas y flores.

### ¿Cuáles son los fenómenos fisiológicos básicos?

**Tabla 1.**

*Principales fenómenos fisiológicos.*

Denominación	Descripción	Características
Difusión	Propagación de una materia a través del agua (gases).	La velocidad de difusión es directamente proporcional a la temperatura $V = T$ e inversamente proporcional a la concentración de la materia $V = 1/(C)$ .
Ósmosis	Movimiento de solutos a través de una membrana semipermeable.	Se sigue la dirección de mayor a menor concentración (potencial osmótico).
Imbibición	Captación de líquidos cuando el medio que los rodea tiene menor <u>contenido hídrico</u> .	Lleva consigo un aumento de volumen ( <b>potencial mátrico</b> ).

### ¿Cuál es la unidad funcional básica de las plantas?

La célula. Por ello, el estudio de la fisiología de las plantas es, en gran parte, el estudio de la fisiología de las células de las plantas y su integración en el organismo.

### ***¿Cómo es la organización estructural de una célula vegetal?***

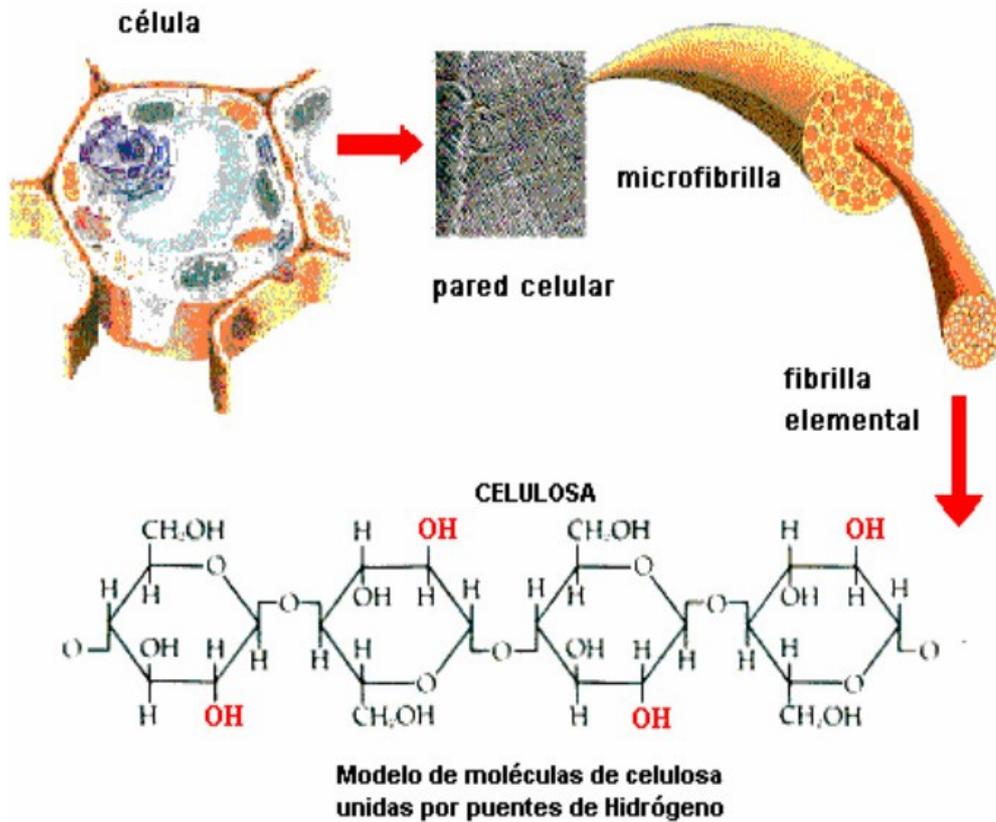
Las células presentan una **pared celular** que rodea al protoplasto, delimitado externamente por la **membrana plasmática**. El material vivo en el interior del protoplasto recibe el nombre de protoplasma. El protoplasma no posee una estructura homogénea, sino que, inmersas dentro de una masa relativamente indiferenciada (citoplasma), pueden distinguirse estructuras perfectamente diferenciadas y delimitadas por membranas (sencilla o dobles) que cumplen funciones específicas (orgánulos: núcleo, plastos, mitocondrias, retículo endoplásmico, aparato de golgi, vacuolas y microsomas). A su vez, el citoplasma todavía contiene en suspensión distintas estructuras no rodeadas de membrana, como ribosomas, micro túbulos e inclusiones. La fase acuosa del citoplasma recibe el nombre de citosol. La membrana plasmática establece la primera división en compartimentos: por una parte, el protoplasma y el espacio externo o espacio extracelular (apoplasto). Por otra parte, el espacio rodeado externamente por la membrana plasmática, el protoplasma, puede estar interconectado a través de los **plasmodesmos**, lo que origina un compartimento continuo que recibe el nombre de **simplasto**.

### ***¿Cuáles son las características de la pared celular?***

Los componentes químicos de la pared celular (proteínas y carbohidratos: pectinas, hemicelulosa y celulosa) son sintetizados en el citoplasma y secretados al exterior. De esta manera la pared celular es un producto, pero no un componente del citoplasma vivo. La pared celular es una cubierta porosa, protectora y de soporte no viviente, formada por el protoplasto, la parte viviente de las plantas multicelulares. La pared celular no funciona como barrera fisiológica, su función principal es mecánica. Es el soporte de la célula e impide la ruptura de las membranas externas, provocada por las presiones hidrostáticas en el interior de la célula, básicamente por la acción del agua. Las microfibrillas de celulosa constituyen los principales elementos de rigidez de las células. En razón de su composición química y su estructura microscópica, la pared es capaz de incorporar y retener fácilmente agua. Por este motivo, la pared celular de la célula viva contiene gran cantidad de agua y sus componentes se encuentran hinchados.

**Figura 7**

*Composición de la pared celular.*



*Nota.* Adaptado de (<https://www.asturnatura.com/articulos/envoltura-celular/pared-celular.php>)

***¿Cuáles son las características de la membrana citoplasmática?***

Todas las propiedades de las células vivas dependen de algún grado de las cualidades de sus membranas. Las membranas son estructuras tridimensionales de lípidos y proteínas que se extienden formando una superficie. Las proteínas están sumergidas por ambos lados en una capa doble de lípidos (proteínas periféricas) o la atraviesan completamente (proteínas integrales). Las proteínas poseen dominios hidrófilos, en los cuales se acumulan los grupos polares de las unidades aminoácidos, y dominios lipófilos debido a cadenas hidrocarbonadas apolares de los aminoácidos. Esta estructura a base de lípidos y proteínas aporta a las membranas propiedades pasivas puramente estructurales.

### ¿Qué viene a ser el plasmalema y el tonoplasto?

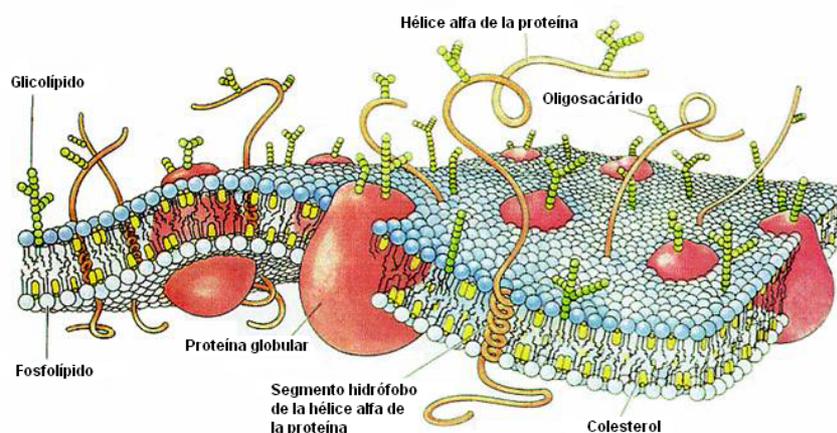
El plasmalema y el tonoplasto son membranas no especializadas. Separan el citoplasma de las fases acuosas del apoplasto hacia el exterior, y de las vacuolas hacia el interior. El tonoplasto es una unidad de membrana y es más delgada que el plasmalema (7.5 nm), tiene como función transportar los solutos dentro y fuera de la vacuola, y por tanto, controla el potencial hídrico de la célula (turgor celular) lo cual es muy importante en las células oclusivas de los estomas.

Por **apoplasto** se entiende todos aquellos espacios de las células y los tejidos no incluidos en el plasmalema, y por **simplasto** todos los espacios dentro del plasmalema. Dado que esta se extiende a través de los plasmodesmos de célula a otra célula, en los tejidos se forma una continuidad simplástica.

El plasmalema se conforma de una bicapa de lípidos enfrentados por sus porciones polares, formando una matriz en la cual las proteínas se encuentran insertadas total (proteínas intrínsecas) o parcialmente (proteínas extrínsecas). Las proteínas se disponen también con las zonas polares expuestas al agua y las zonas hidrofóbicas en relación con la matriz lipídica. En esta estructura, las moléculas de lípidos y de proteínas pueden moverse en el plano de la membrana con cierta facilidad manteniendo, sin embargo, la estructura básica de la polaridad. Esta disposición de las moléculas constituye la estructura más estable para esta matriz, ya que maximiza las interacciones hidrofílicas e hidrofóbicas.

### Figura 8

*Modelo de la estructura de una membrana. La matriz lipídica consiste en una doble capa de lípidos con las cabezas polares hacia el agua y con las colas hidrofóbicas hacia la otra capa de lípidos. Las proteínas globulares de la membrana pueden estar total o parcialmente incluidas en la matriz lipídica, y están orientadas con las partes hidrofílicas hacia el agua y las partes hidrofóbicas incluidas en la matriz lipídica.*



Nota. Adaptado de ([https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/e4/CellMembraneDrawing\\_%28es%29.png](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/e4/CellMembraneDrawing_%28es%29.png))

### ***¿Cómo se difunden las moléculas polares?***

Dada la disposición espacial y las interacciones entre los componentes de la membrana, el pasaje a través de la misma se produce mucho más lentamente que en las fases acuosas que se hallan a ambos lados de la membrana. En términos generales, el pasaje a través de la membrana es mucho más difícil para moléculas polares, y la dificultad aumenta con el tamaño efectivo de la molécula (incluyendo sus casquetes de hidratación, si los hubiera). La mayor facilidad de pasaje de las sustancias no polares puede deberse a la mayor área relativa de la matriz lipídica con respecto a la parte proteica.

### ***¿Cómo se transportan las sustancias a través del plasmalema?***

El pasaje a través de la membrana puede realizarse por difusión siguiendo gradientes de energía libre; o puede efectuarse con un gasto de energía metabólica ligada directamente al pasaje de la sustancia en cuestión. Este último proceso puede realizarse incluso en contra de un gradiente de energía libre. En el primer caso, se dice que el movimiento es pasivo, en el segundo caso el movimiento es activo. La membrana plasmática es relativamente impermeable a iones e hidratos de carbono, pudiendo estos solutos hallarse dentro de la célula en concentraciones varias veces superiores a la del medio externo. Esta situación resulta de la existencia de mecanismos capaces de transportar activamente estas sustancias hacia el interior de la célula y la relativa impermeabilidad de la membrana a los mismos, que evita su difusión al exterior. El tema del pasaje activo de sustancias se considerará con mayor detalle al analizar el intercambio de nutrientes entre la célula y el medio (Figuras 9, 10).

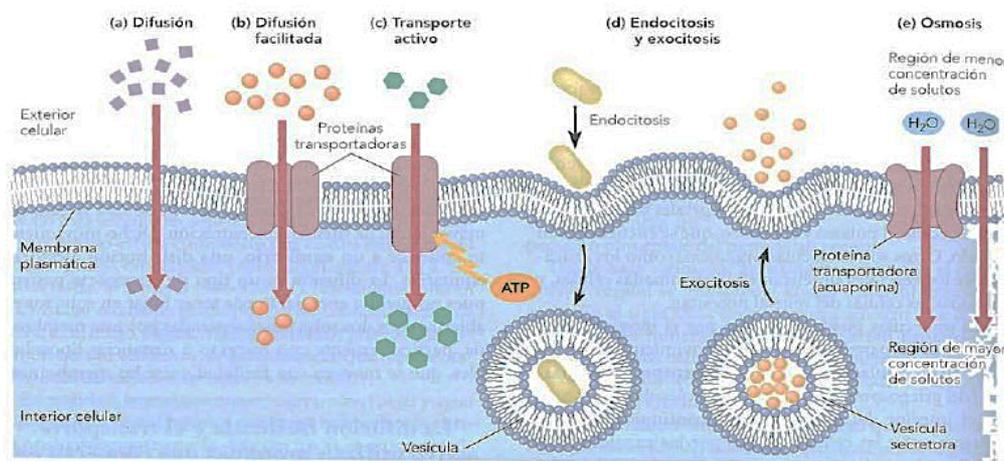
### ***¿Cuál es la función de las acuaporinas en la permeabilidad de la membrana?***

La permeabilidad de la membrana estaría entonces regulada por dos mecanismos: la abundancia de canales proteicos y el grado de apertura de los mismos. La cantidad de acuaporinas presentes en las membranas estaría positivamente correlacionada con la permeabilidad de la mismas. Si bien se ha demostrado que para distintos tipos de tejidos y de células existen diferencias muy importantes en la expresión de los genes que codifican las acuaporinas, aún queda por esclarecer si la diferencia en la transcripción se correlaciona con la abundancia de las proteínas en las membranas. El grado de apertura parece estar regulado por el estado de fosforilación de las acuaporinas, es decir que la célula puede regular la permeabilidad al agua mediante el agregado o remoción de grupos fosfato a aminoácidos específicos de los canales proteicos. Esta regulación afecta la tasa de pasaje de agua, pero no la dirección del movimiento. En algunas especies se ha encontrado que bajo estrés hídrico las acuaporinas están poco fosforiladas, sugiriendo que ante una disminución de la turgencia

en las células se podría producir un cierre de las acuaporinas favoreciendo a su vez la conservación del agua.

### Figura 9

*Transporte de moléculas a través de las membranas. (a) En la difusión, el soluto se mueve espontáneamente hacia una región de menor concentración de solutos. (b) En la difusión facilitada, las proteínas transportadoras ayudan a los solutos a difundirse con mayor rapidez a través de la membrana. (c) A diferencia de la difusión y difusión facilitada, el transporte activo precisa energía, a medida que las proteínas transportadoras mueven los solutos cuesta arriba hasta una región de mayor concentración de solutos. (d) Las vesículas mueven las moléculas de mayor tamaño hacia el interior (endocitosis) o hacia el exterior (exocitosis) de la célula. (e) El movimiento de agua a través de una membrana, denominada ósmosis, se produce en presencia o en ausencia de proteínas transportadoras. El agua se mueve hacia una región de mayor concentración de solutos (menor concentración de agua).*



Nota. Adaptado de (<https://no.pinterest.com/pin/495677502743320189/>)

### ¿Qué es una plastida?

La plastida contiene pigmentos o materiales elaborados, o ambos (cloroplastos y cromoplastos). Hay varias clases de plastidas, según su estructura interna (etioplasto, amiloplasto, oleinoplasto, proteinoplastos). El **cloroplasto** es una plastida clásica que imparte el color verde a las plantas y captura la energía solar. Al interior del cloroplasto encontramos estructuras planas en forma de sacos, llamadas **tilakoides**, esparcidos en el estroma o sustancia fundamental. Cada tilakoide está limitado por una sola membrana, aunque, debido a su forma aplanada, se ven como capas de doble membrana, o **lamelas**. En intervalos frecuentes se localizan pilas de tilakoides densamente empaquetados, llamados **grana** o granum (Figura 11).

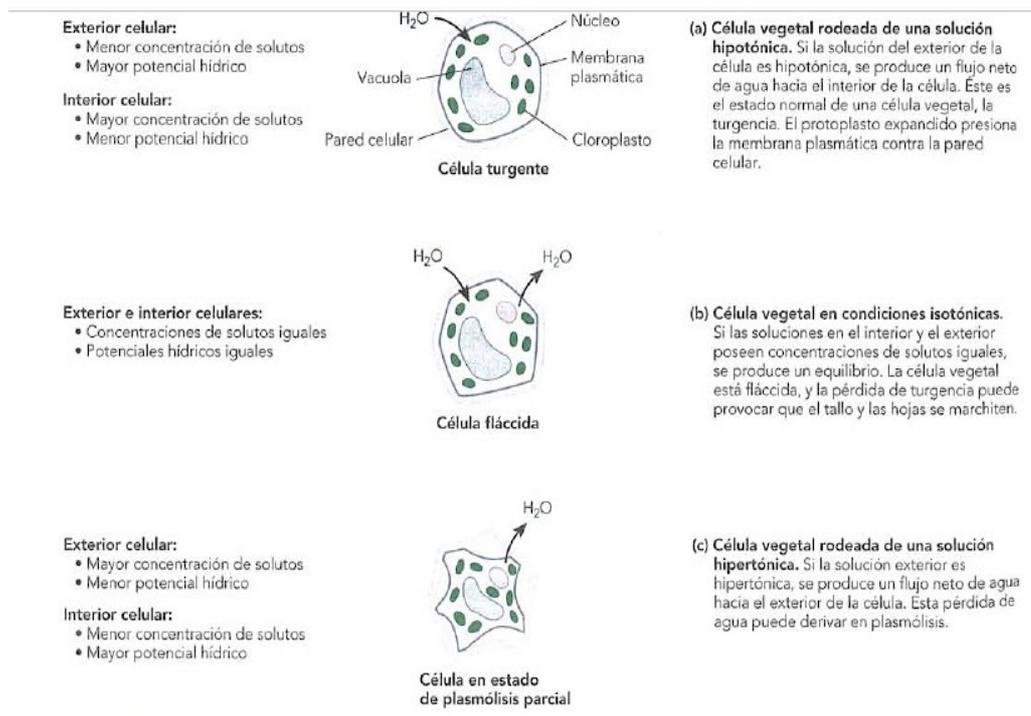
## ¿Cuáles son las funciones de la vacuola?

Las vacuolas están forradas con una membrana simple (tonoplasto). Generalmente, ocupan casi todo el volumen de una célula adulta y son prácticamente almacenes de productos elaborados y subproductos o desechos, **función de almacenamiento**. Por ejemplo, azúcar en la caña de azúcar y en la remolacha azucarera, o ácido málico en el metabolismo de las crasuláceas. Además, pueden almacenar sustancias tóxicas, quedando así separadas del citoplasma metabólicamente activo (**función de secreción**) (Figura 12).

Las vacuolas contienen también enzimas hidrolíticas, las cuales disocian las macromoléculas en sus componentes por medio de la acumulación de agua. Por esta razón, son responsables de mantener un “turn-over” (**función de recambio**) constante como base de la regulación del metabolismo celular.

### Figura 10

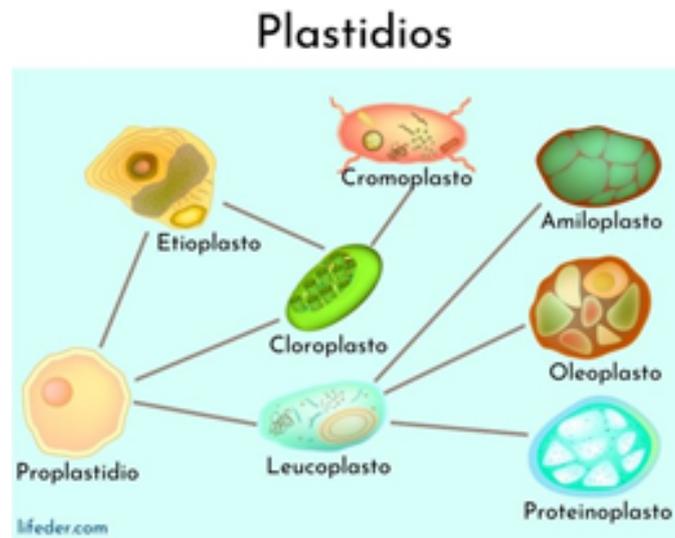
#### Ósmosis y regulación del equilibrio hídrico.



Nota. Adaptado de (<http://fisiolvegetal.blogspot.com/2012/09/osmosis.html>).

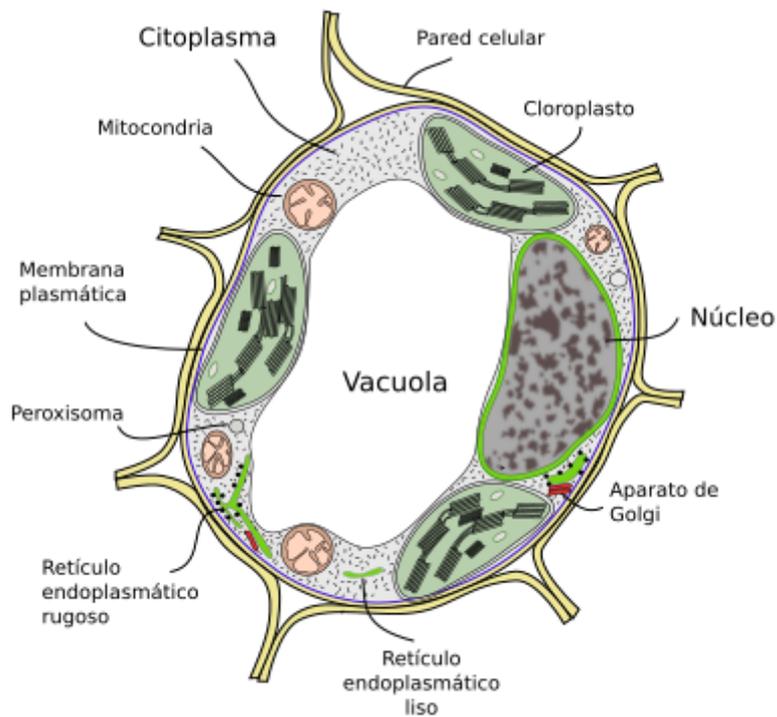
En la ósmosis, el agua se mueve desde un área de mayor potencial hídrico (menor concentración de solutos) a una de menor potencial hídrico (mayor concentración de solutos). En un medio hipotónico, la pared celular impide que la célula vegetal absorba demasiada agua y pueda explotar. Sin embargo, la pared celular no puede impedir que la célula pierda agua en un medio hipertónico, lo que puede derivar en plasmólisis.

**Figura 11**  
*Diferentes tipos de plastidios.*



*Nota.* Adaptado de (<https://www.lifeder.com/plastos-plastidios>)

**Figura 12**  
*Ubicación de la vacuola en la célula vegetal.*



*Nota.* Adaptado de (<https://mmegias.webs.uvigo.es/5-celulas/5-vacuolas.php>)

### ¿Que son las acuaporinas?

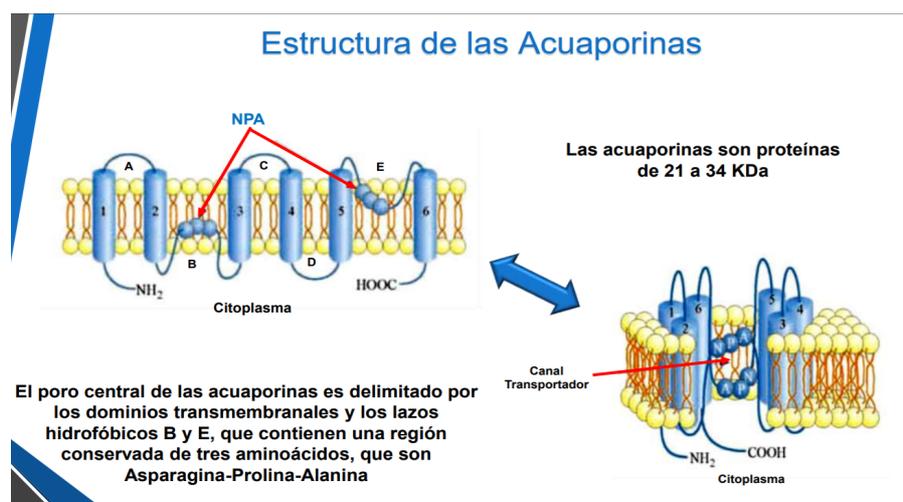
Son proteínas intrínsecas ubicadas en la membrana plasmática y facilita la difusión del agua y pequeñas moléculas no cargadas a través de la membrana celular. La nomenclatura introducida indica que un soluto específico permeable incluye también a las peroxiporinas, ( $H_2O_2$ ), aguagliceroporinas (glicerol y urea), metaloidoporinas (boro, sílice, selenio y otros), cadenas de gas ( $CO_2$  y  $O_2$ ) y aguaamonioporinas ( $NH_3$ ).

### ¿Cómo es la constitución química de las acuaporinas?

Las acuaporinas son pequeñas proteínas de membrana (21 a 34 kD) que constan de seis hélices que atraviesan la membrana conectados por cinco bucles (A - E) y terminales N y C frente al citosol. Los bucles B y E forman dos hélices hidrófobas cortas que se sumergen hasta la mitad de las membranas desde lados opuestos, que, junto con las hélices que atraviesan la membrana forman un poro con alta especificidad que resulta principalmente de dos regiones de filtro. El primero está formado por los dominios Asp- Pro-Ala de los bucles B y E que se encuentran en el centro del canal y constituye un primer tamaño zona de exclusión, y la segunda, la denominada aromático / Arg está formado por cuatro aminoácidos y contribuye a una barrera de exclusión de tamaño y el hidrógeno entorno de unión para el transporte del sustrato.

### Figura 13

Estructura de las acuaporinas.



Nota. Adaptado de (file:///C:/Users/JULIO/Downloads/acuaporinasencaryailinoensis2015-150810164801-lva1-app6892.pdf)

### ***¿Cómo intervienen las acuaporinas en la transpiración?***

Las plantas modulan la absorción de agua de forma dinámica. Agua absorbida por las raíces fluye a través de las células vivas de la raíz. El flujo (QR) está influenciado por la modulación de la abundancia de acuaporinas, y regulación de la actividad de las acuaporinas. Por lo tanto, las plantas tienen la capacidad de ajustar su capacidad de absorción de agua para condiciones ambientales cambiantes mediante la regulación de las acuaporinas en la membrana plasmática de las células de la raíz.

### ***¿Cuál es el rol de las acuaporinas en el crecimiento y desarrollo de las plantas?***

El crecimiento de las plantas resulta de la división y expansión celular, que requiere la absorción continua de agua para mantener la presión de turgencia. Este proceso está controlado por un gradiente en el potencial hídrico, que a su vez es generado por la acumulación de solutos. Además del reglamento de la afluencia de agua en las células en expansión, las propiedades hidráulicas del tejido circundante parecen ser importantes, como los PIP y TIP acuaporinas en el alargamiento de tejidos y se ha sugerido por una correlación positiva entre el ARNm y / o expresión de proteínas y expansión celular en embriones, raíces, hipocótilos, hojas, órganos reproductores o frutas, lo que indica que este proceso requiere una alta permeabilidad de la membrana plasmática y tonoplasto.

### ***¿Qué características presentan las acuaporinas?***

Las acuaporinas (AQP) en plantas tienen cationes o aniones univalentes electrogénicamente (AQP conductores de iones, icAQP) cuando se expresan en sistemas heterólogos o bicapas lipídicas. Hay icAQP análogos en células animales.

Diferentes icAQP pueden dar cuenta de varias moléculas no identificados (genéticamente) no selectivos en la membrana plasmática, la membrana vacuolar y el simbiosoma de leguminosas. Así la fosforilación de PIP2 AQP en ciertos sitios parece regular la conductancia iónica de manera inversa a la permeabilidad al agua. El agua se puede acoplar al flujo de iones en los icAQP dependiendo de la forma en que se conduzcan los iones y el agua si las vías están cerradas.

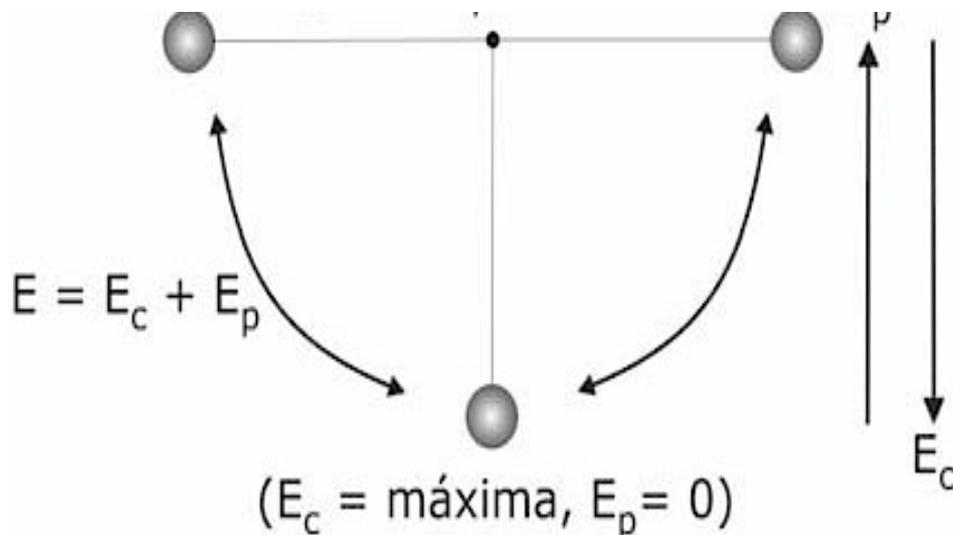
Definir AQP como canales iónicos con compuerta además de poros de solutos neutros, abre nuevos paradigmas para modelar la regulación celular del movimiento de fluidos y el control de volumen.

### ¿Cuál es la definición de energía?

La energía es la suma de la energía cinética ( $E_c$ , debida al movimiento) y la energía potencial ( $E_p$ , debida a la posición). Estos conceptos los podemos visualizar en un péndulo en movimiento (Figura 14). En la posición superior, el péndulo alcanza la máxima  $E_p$  y la mínima  $E_c (=0)$ , mientras que en la posición inferior se logra la mínima  $E_p (=0)$  y la máxima  $E_c$ .

#### Figura 14

En un péndulo con movimiento perfecto, la energía ( $E$ ) se mantiene constante, y en todos los puntos es la suma de la energía cinética ( $E_c$ ) más la energía potencial ( $E_p$ ).



*Nota.* Adaptado de [https://escholarium.educarex.es/useruploads/r/c/9872/scorm\\_imported/31224473588732363393/page\\_18.htm](https://escholarium.educarex.es/useruploads/r/c/9872/scorm_imported/31224473588732363393/page_18.htm)

### ¿Cómo se define la entalpía?

La entalpía ( $H$ ) se define como la cantidad de calor absorbida por un sistema cerrado, a presión y temperatura constante, que provoca un cambio de estado asociado con su volumen. Esta medida de la energía integra a la energía interna y el factor presión-volumen, importante para gases.

$$H = E + PV$$

Donde, E es la energía, P es la presión y V es el volumen. Al producto PV se le llama producto presión-volumen. Un cambio de entalpía puede ocurrir por un cambio en la energía interna y/o un cambio en el factor

$$PV: \Delta H = E + PV$$

Dado que  $\Delta E = q - w$  y que  $w = P \Delta V$ , entonces la ecuación anterior nos queda como:

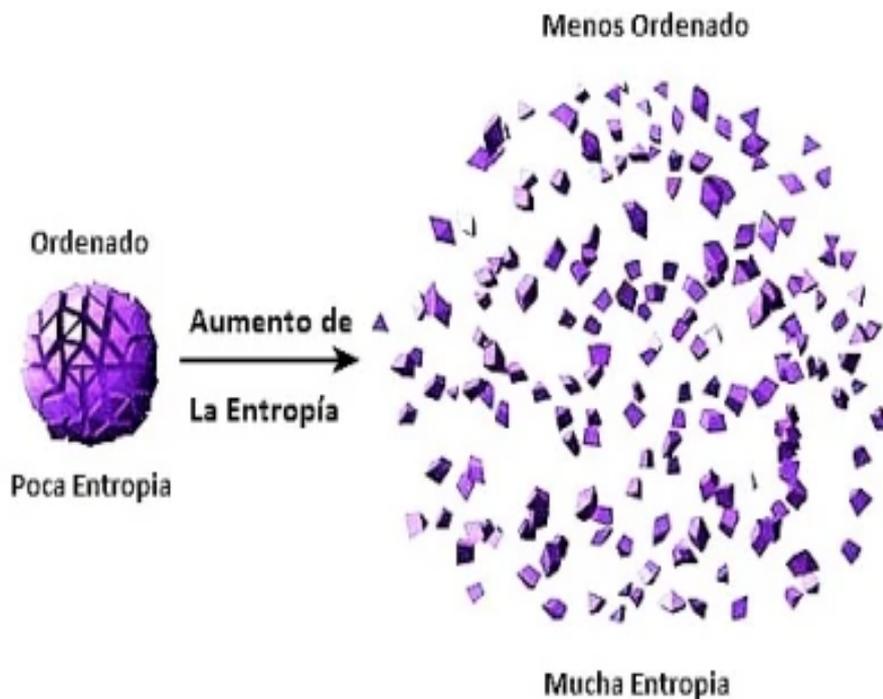
$$\Delta H = q - PV + PV$$

### *¿Cómo se define la entropía de una sustancia?*

En termodinámica, la entropía es la magnitud que representa la energía que no puede utilizarse para producir trabajo. En un sentido amplio se interpreta como la medida del desorden de un sistema y la cantidad de la misma intercambiable con el medio (figura 15).

#### **Figura 15**

*La entropía como nivel de desorden de un sistema.*



*Nota.* Adaptado de (<https://www.areciencias.com/fisica/entropia/>)

### ¿Cuál es la diferencia entre entalpía y entropía?

La entropía y la entalpía son dos **propiedades termodinámicas** de un sistema físico. La entropía se suele entender como el grado de desorden del sistema, mientras que la entalpía se refiere la cantidad total de energía que contiene dicho sistema, o de forma más específica, la energía que contiene y que puede intercambiar con su entorno (Figura 16).

### ¿Cuál es la relación entre entalpía y entropía?

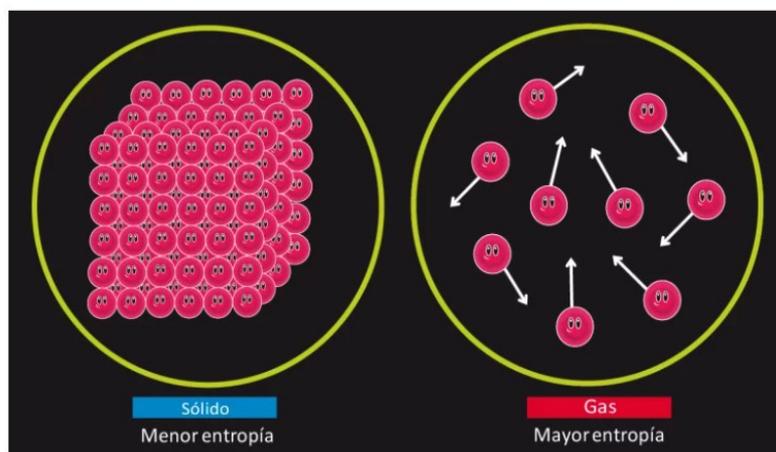
La entalpía y la entropía se relacionan a través de la temperatura, relación que queda reflejada en la siguiente ecuación:

$$T \cdot \Delta S = \Delta H$$

T es la temperatura absoluta,  $\Delta H$  es el cambio en la entalpía y  $\Delta S$  es el cambio en la entropía. Como se puede deducir de la ecuación, si se mantiene la temperatura constante, un aumento en la entalpía provoca un aumento en su entropía, y viceversa.

#### Figura 16

*La entropía de un sólido es menor que la de un gas.*



*Nota.* Adaptado de (<https://daliaguzman1996.wordpress.com/temas/entropia/>)

La energía libre (G) es la propiedad termodinámica de un sistema o un componente del mismo, y se define como la energía isotérmicamente (esto es la temperatura constante) disponible para efectuar trabajo.

La energía libre de una sustancia en cualquier sistema depende de la cantidad de sustancia presente; esto es, depende del número de partículas que tienen energía y entropía particular bajo condiciones dadas de temperatura y presión. La energía libre, por lo tanto, generalmente se expresa en términos de energía por mol, o por gramo, de la sustancia en cuestión; por ejemplo, calorías/mol.

La energía libre por mol de cualquier sustancia química (por ejemplo, el agua) en un sistema de multicomponentes (una solución) se define como **potencial químico** de esa sustancia.

### *¿Cuál es la definición de difusión y por qué es importante?*

Las moléculas de agua se encuentran en un movimiento continuo al azar. Como resultado de este movimiento migran las moléculas por difusión. La fotosíntesis depende de la difusión de CO<sub>2</sub>; así mismo la de vapor de agua por transpiración es un proceso difusivo. La absorción de los minerales de la solución del suelo por las raíces en parte depende de la difusión; así mismo todos los procesos químicos, incluyendo los catalizados por enzimas dependen de colisiones producidas por moléculas que difunden.

La difusión se puede definir como el movimiento neto de moléculas de regiones de mayor energía libre hacia regiones de menor energía libre, hasta que se alcanza la condición de equilibrio. Debido a que los gradientes de potencial químico o hídrico producen la fuerza impulsora de la difusión, es importante entender los cuatro factores principales que producen estos gradientes (Figura 17).

### *¿De qué depende la velocidad de difusión?*

El agua se moverá en respuesta a gradientes de potencial hídrico, de una zona con mayor potencial hídrico a una zona con menor potencial hídrico. La velocidad de difusión depende de: a) el gradiente de potencial químico o hídrico por unidad de distancia, b) la permeabilidad del medio, y c) la temperatura absoluta.

### Ley de difusión de Fick

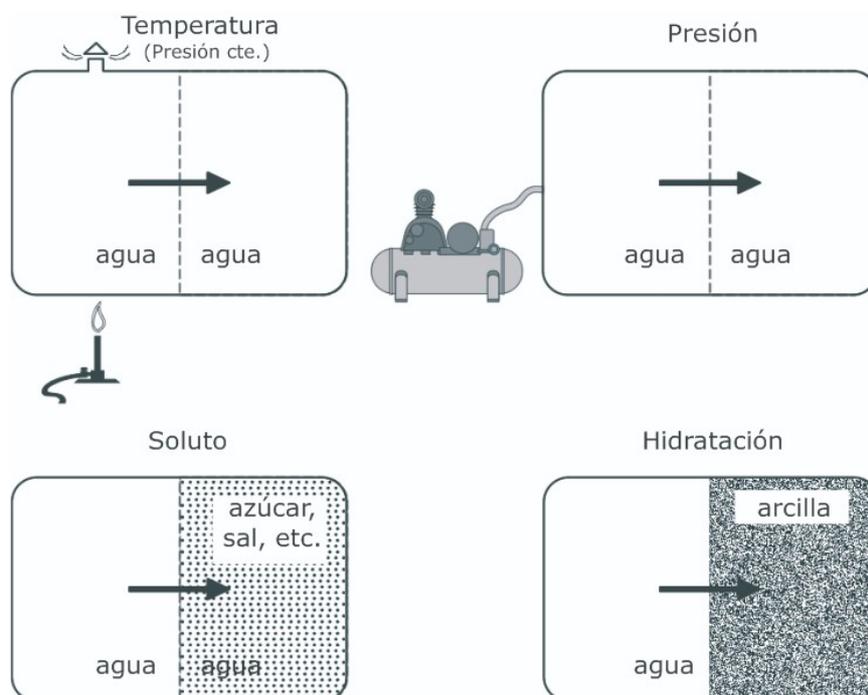
La velocidad a la cual una sustancia difunde a través de un área, depende no solamente del tamaño y forma de la molécula, sino también del gradiente de concentración de la sustancia. Esta idea quiere decir que a medida que disminuye la distancia, aumenta la velocidad de difusión. La primera Ley de Fick se puede escribir como:

$$\frac{dm}{dt} = -DA \frac{dC}{dx}$$

donde  $dm/dt$  representa la rapidez a la que  $m$  moles de soluto atraviesan la barrera o plano de referencia en un tiempo (en s),  $dC/dx$  (mol/ m) es el gradiente de concentración (mol) por unidad de distancia (m),  $D$  es el coeficiente de difusión o tasa de difusión específica y  $A$  es el área de la membrana (en m). El signo negativo se debe a que la difusión se realiza de mayor a menor concentración.

#### Figura 17

Modelos para sistemas con difusión. En cada caso el agua se mueve desde el compartimiento izquierdo al derecho, a través de una membrana semipermeable, en respuesta a un gradiente de potencial hídrico.



Nota. Adaptado de (Salisbury & Ross, 1994)

### ***Efecto de la temperatura***

Al aumentar la temperatura se incrementa la velocidad promedio de las partículas, lo cual aumenta la velocidad de difusión. El Q para la difusión de muchos gases es cercana a 1,03 (i.e., la velocidad de difusión de un gas aumenta en un factor de 1,03 cuando la temperatura se eleva 10°C). Para la difusión de solutos disueltos en agua tienen Q de 1,2 a 1,3. Esto se debe a que el incremento de temperatura rompe los puentes de hidrogeno entre las moléculas de agua, y entonces los solutos difunden más rápido. La viscosidad del agua disminuye en tanto que su permeabilidad a los solutos aumenta.

### ***Flujo de masa***

El flujo de masa se refiere al flujo de un fluido en respuesta a un gradiente de presión e implica grupos de átomos o moléculas que se mueven juntas en una dirección. Cuando se abre un grifo o se descarga un inodoro, el agua sale producto de las diferencias de presión. Otro ejemplo clásico de flujo de masa ocurre en el xilema en una planta con transpiración activa.

El flujo de masa es descrito por la ley de Poiseuille, la que indica que el flujo de un volumen de fluido ( $dV/dt$ ) a través de un tubo depende del gradiente de presiones entre los extremos del tubo, el radio del tubo y la viscosidad del fluido.

### ***¿Qué es la ósmosis?***

- Proceso a través del cual se mueve el agua, los solutos o las soluciones del suelo a la planta y de una célula viva a otra.
- Se realiza a través de membranas debido a una diferencia de potencial hídrico.
- **“El movimiento es a través de membranas selectivamente permeables.”**

### ***¿Cómo se define el potencial químico en relación al contenido del agua en la célula vegetal?***

La energía libre por gramo de peso molecular se denomina potencial químico, el cual es función de la concentración de la solución. La magnitud que rige los movimientos de agua y se utiliza para expresar el estado hídrico de la planta es el **potencial químico**  $\mu$ , es decir, la

variación de la **energía libre (energía libre de Gibbs)** del agua en un punto, debido a una variación de moles de agua que entran o salen de este punto, siendo constante los otros parámetros (temperatura, presión, etc.). También se le conoce como potencial del agua, y se simboliza con la letra griega psi ( $\Psi$ ).

### *¿Cuál es la fórmula desarrollada del potencial químico de una especie?*

Fórmula desarrollada, útil en Fisiología Vegetal, del potencial químico de la especie  $i$  ( $\mu_i$ ):  $\mu_i = \mu^* + (R \times T \times \ln a_i) + (V_i \times P) + (z_i \times F \times E) + (m_i \times g \times h)$ .

Donde:

- R** es la constante de los gases (8,31441 julios por mol<sup>-1</sup> por grado Kelvin<sup>-1</sup>).
- T** es la temperatura absoluta (temperatura en grados centígrados + 273,14).
- $a_i$  es la actividad de la especie química  $i$ .
- $V_i$  (volumen molar parcial) =  $(\partial V / \partial n_i)$ .
- F** es la constante de Faraday (96.490 culombios por mol<sup>-1</sup>).
- P** es la presión del sistema.
- $z_i$  es la carga eléctrica (como referencia carga del protón +1) de la especie  $i$ .
- E** es el potencial eléctrico del sistema (en voltios).
- $m_i$  es la masa molecular de la especie  $i$  (en el sistema internacional en kilogramos por mol).
- g** es la aceleración de la gravedad (normalmente 9,8 metros por segundo<sup>-2</sup>).
- h** es la altura del sistema respecto al nivel de referencia (normalmente el nivel del mar).

### *¿Cuál es la definición de potencial hídrico?*

El potencial hídrico  $\Psi$ , utilizado por los fisiólogos deriva del potencial químico. Constituye la resultante de fuerzas de orígenes diversos (osmótica, capilar, de imbibición, turgente, etc.) que liga el agua al suelo o a los diferentes tejidos del vegetal. La capacidad de las moléculas de agua para moverse en un sistema particular se define como  $\Psi$ , que es una medida de la energía libre del agua en el sistema (Tabla 2).

El **potencial hídrico** corresponde desde el punto de vista energético al trabajo que habría que suministrar a una unidad de masa de agua “ligada” al suelo, o a los tejidos de una planta, para llevarla de este estado de unión a un estado de referencia, correspondiente al del

agua pura (a menudo denominada “libre” por oposición a “ligada”) a la misma temperatura y a la presión atmosférica. Como se adopta el valor cero para este potencial de referencia, todos los  $\Psi$  que caracterizan al agua ligada son negativos, puesto que sería necesario suministrar un trabajo para llevar esta agua a un  $\Psi=0$

$$\Psi = \mu - \mu^{\circ} / V$$

$\Psi$ , potencial hídrico de la muestra

$V$ , volumen molar del agua.

$\mu$ , potencial químico del agua en la muestra.

$\mu^{\circ}$ , potencial químico de referencia del agua.

### *¿Cuál es el potencial del agua pura?*

El potencial del agua pura es, por definición, cero. La presencia de cualquier sustancia disuelta en el agua disminuye su potencial, de manera que el potencial del agua de una solución es inferior a cero (esto es, negativo). Esta definición es válida sólo a presión atmosférica. La elevación o disminución de la presión alrededor de un sistema, aumenta o disminuye automáticamente el potencial del agua en la misma proporción.

### *¿Cómo se define el intercambio del agua en la planta o en la relación suelo-planta?*

La cantidad de agua presente en un sistema (planta) es una medida útil del estado hídrico de la planta, pero no permite determinar el sentido de los intercambios entre las distintas partes de una planta, ni entre el suelo y la planta.

El agua en estado líquido es un fluido, cuyas moléculas se hallan en constante movimiento. La movilidad de estas moléculas dependerá de su energía libre, es decir de la fracción de la energía total que puede transformarse en trabajo. La magnitud más empleada para expresar y medir su estado de energía libre es el **potencial hídrico ( $\Psi$ )**. El  $\Psi$  en los seres vivos es siempre **negativo o 0**.

El concepto de potencial hídrico es de gran utilidad puesto que permite predecir cómo se moverá el agua bajo diversas condiciones.

### *¿En qué unidades se mide el potencial hídrico?*

Se mide en atmósferas, bares, pascales y megapascales, siendo  $0,987 \text{ atm} = 1 \text{ bar} = 0,1 \text{ Mpa}$ . A una masa de agua pura, libre, sin interacciones con otros cuerpos, y a presión normal, le corresponde un  $\Psi$  igual a 0.

### *¿Cuáles son los componentes del potencial hídrico?*

En un sistema particular,  $\Psi$  total es la suma algebraica de varios componentes:

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

Siendo  $\Psi_p$ ,  $\Psi_s$ ,  $\Psi_m$ ,  $\Psi_g$ , componentes debidos a fuerzas de **presión**, **osmótica**, **mátrica** y **gravitacional**. El componente de **presión** ( $\Psi_p$ ) representa la diferencia en presión hidrostática con la referencia y puede ser positivo o negativo; la adición de la presión al sistema (desarrollo de presión de turgencia) resulta en un valor positivo del  $\Psi$ . El componente osmótico ( $\Psi_s$ ) es consecuencia de los solutos disueltos, disminuye la energía libre del agua y es siempre negativo. El potencial **mátrico** es la contribución de los coloides que absorben o retienen agua (como el almidón o la arcilla), o por superficies en la célula que la absorbe (como las paredes celulares), su valor es negativo y generalmente es muy pequeño para considerarse. Es similar al potencial osmótico y su distinción es arbitraria puesto que, es difícil decir si las partículas son solutos o sólidos, de tal manera que, muy a menudo, se suele incluir  $\Psi_m$  en  $\Psi_s$ . El componente **gravitacional** ( $\Psi_g$ ) es consecuencia de diferencias en energía potencial debida a diferencia de altura con el nivel de referencia, siendo positivo si es superior al de referencia, y negativo cuando es inferior. Aunque frecuentemente ignorado en sistemas vegetales,  $\Psi_g$  aumenta  $0.01 \text{ MPa m}^{-1}$  por encima del nivel del suelo y, por tanto, ha de incluirse cuando se considera el movimiento en árboles. Un cambio en la elevación de 10 m corresponderá a un cambio en  $\Psi_g$  de 1.0 bar. Por lo regular, este valor es despreciable, ya que la mayoría de las plantas cultivadas no exceden los 2 m de altura, lo cual corresponde a un valor de  $\Psi_g$  0.01 a 0.03 bar.

Para entender la naturaleza y contribución de los diferentes potenciales componentes del  $\Psi$ , consideremos una célula adulta que consta de tres fases distintas: una **pared celular** elástica, el **citoplasma** con el núcleo y los orgánulos y, por último, una **vacuola** central que contiene una solución diluida de azúcares, iones, ácido orgánicos, etc. La vacuola que llega a ocupar entre el 80% y el 90% del volumen total de la célula, se halla rodeada por el tonoplasto, que es también una membrana semipermeable. Se considera que los intercambios

de agua celular están controlados por la vacuola y, además, que la célula parenquimatosa madura se comporta como un osmómetro. En tal situación, se desprecia la contribución de la matriz ( $\Psi_m=0$ ), quedando:  $\Psi = \Psi_p + \Psi_s$ ,

Entonces el potencial hídrico en las células vegetales está determinado, fundamentalmente, por el potencial osmótico y por el potencial de presión.

### *¿Qué elementos determinan el potencial hídrico?*

El  $\Psi$  está fundamentalmente determinado por la presión y por la actividad del agua. Esta última depende, a su vez, del **efecto osmótico**, **presencia de solutos**, y del **efecto matricial**, interacción con matrices sólidas o coloidales.

### *¿Cuál es la expresión matemática del potencial hídrico?*

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_o + \Psi_m$$

El  $\Psi$  se puede expresar en función de sus componentes:

El  $\Psi_p$ , **potencial de presión**, es nulo a presión atmosférica, positivo para sobre presiones por encima de la atmosférica, y negativo en condiciones de tensión o vacío. El  $\Psi_s$ , potencial osmótico, representa la disminución de la capacidad de desplazamiento del agua debido a la presencia de solutos. A medida que la concentración de soluto (es decir, el número de partículas de soluto por unidad de volumen de la disolución) aumenta, el  $\Psi_o$  se hace más negativo. Sin la presencia de otros factores que alteren el potencial hídrico, las moléculas de agua de las disoluciones se moverán desde lugares con poca concentración de solutos a lugares con mayor concentración de soluto. El  $\Psi_s$  se considera 0 para el agua pura. El  $\Psi_m$ , **potencial matricial**, representa el grado de retención del agua, debido a las interacciones con matrices sólidas o coloidales, puede valer cero, si no hay interacciones, o ser negativo.

### *¿Influye la temperatura en la determinación del potencial hídrico?*

Es necesario tener presente la influencia de la temperatura, que se ha omitido por considerarla constante, pero que por supuesto afecta al  $\Psi$ . Un aumento de temperatura tiene un efecto positivo sobre el  $\Psi$ , y una reducción de la temperatura tiende a disminuirlo.

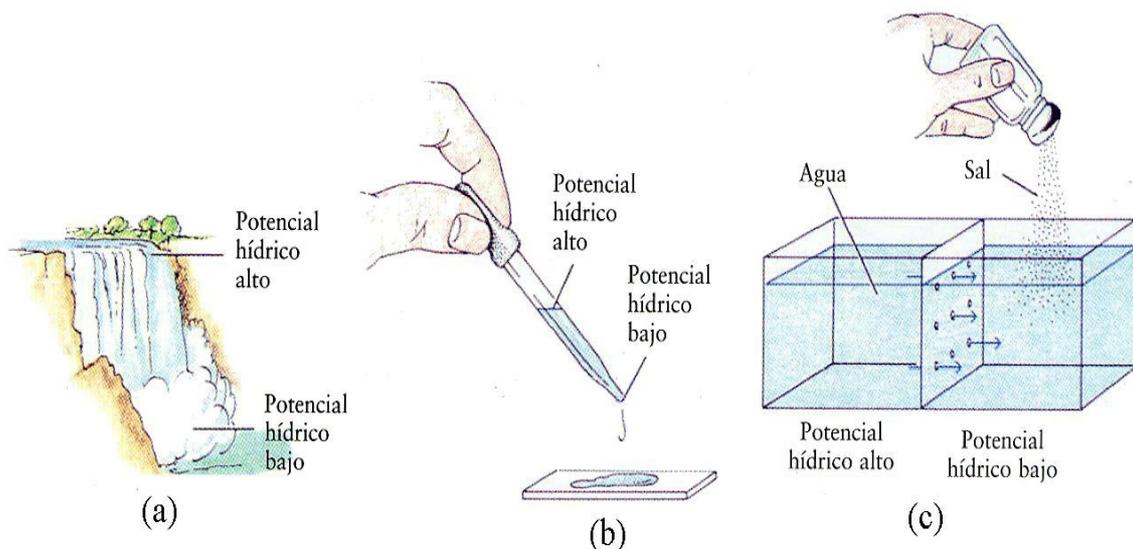
### *El agua se desplaza de célula a célula ¿qué motiva este desplazamiento?*

El agua se mueve de forma espontánea desde una zona de potencial hídrico grande a una zona con el potencial menor, independientemente de la causa que provoque esta diferencia. Un ejemplo sencillo es el agua que baja por una pendiente en respuesta a la gravedad. El agua arriba de la pendiente tiene más energía potencial que debajo de la pendiente. La presión es otra forma de potencial hídrico. Si llenamos un cuentagotas con agua y apretamos el gotero, el agua saldrá. En las disoluciones, el potencial hídrico está afectado por la concentración de las partículas en disolución (solutos). Si aumenta la concentración de soluto, el potencial hídrico disminuye. Inversamente, cuando la disolución disminuye de concentración, el potencial hídrico aumenta (Figura 18).

Es decir, los movimientos o flujos de agua, se producirán de manera espontánea a favor de gradiente de potencial hídrico, desde los lugares de mayor  $\Psi$  a los lugares de menor. El flujo de agua será directamente proporcional a la diferencia de potencial hídrico, pero también dependerá de las resistencias que encuentre en su recorrido, ante varios caminos posibles, el flujo se dirigirá mayoritariamente a través de las zonas de menor resistencia

#### **Figura 18**

*Los tres factores que normalmente determinan el potencial hídrico son (a) la gravedad, (b) la presión, y (c) la concentración de solutos en una disolución. El agua se mueve desde la región con mayor potencial hídrico a la región con menor potencial hídrico, sea cual sea la causa de esta diferencia de potencial.*



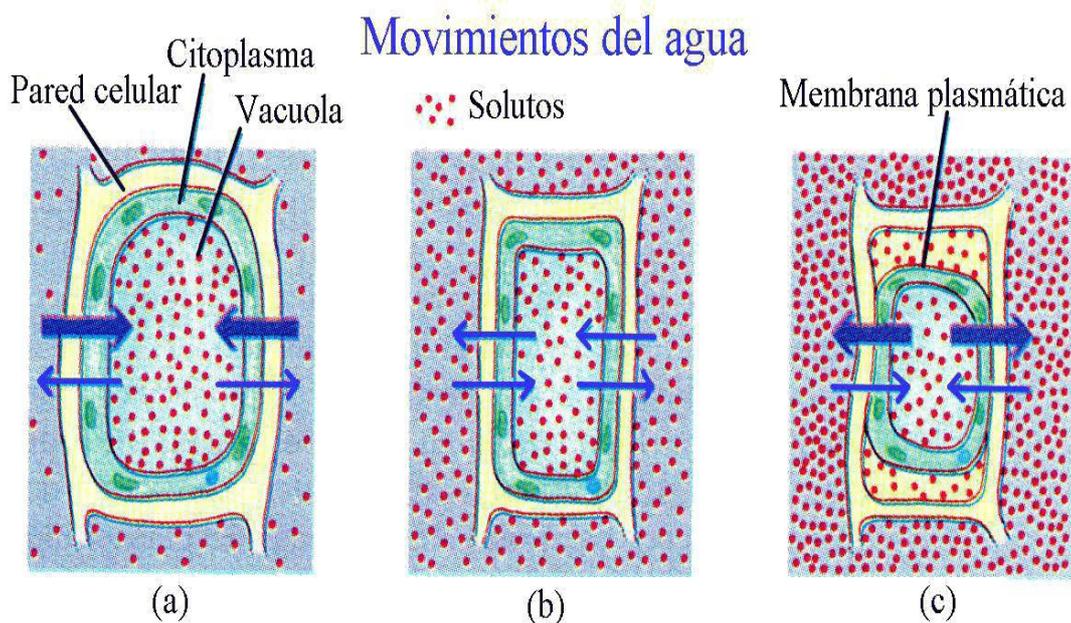
*Nota.* Adaptado de (<http://biologia.ucr.ac.cr/profesores/Garcia%20Elmer/potencial%20hidrico%2019.pdf>)

En la célula vegetal el agua está presente en la pared celular y en el protoplasto (principalmente en la vacuola). Los flujos de entrada y salida de agua del protoplasto dependerán de la relación que exista entre su  $\Psi$  y el  $\Psi$  del medio externo.

- \* Si  $y_{\text{interno}} = y_{\text{externo}}$  : equilibrio dinámico; no hay flujo neto.
- \* Si  $y_{\text{interno}} > y_{\text{externo}}$  : habrá una salida neta de agua del protoplasto, pudiéndose alcanzar el estado de **plasmólisis**.
- \* Si  $y_{\text{interno}} < y_{\text{externo}}$  : hay una entrada neta de agua y, en consecuencia, un aumento de volumen del protoplasto, alcanzándose el estado de **turgencia** (Figuras 19, 20).

**Figura 19**

*Movimientos del agua. (a) Célula vegetal turgente. La vacuola central es hipertónica en relación al fluido que le rodea y, por lo tanto, entra agua ( $y_{\text{interno}} < y_{\text{externo}}$ ). La expansión de la célula depende del trabajo que hace la pared contrarrestando la tendencia al ensanchamiento. (b) Una célula vegetal empieza a marchitarse cuando se coloca en una disolución isotónica y el agua ya no presiona para entrar en la vacuola ( $y_{\text{interno}} = y_{\text{externo}}$ ). (c) La célula en una disolución hipertónica pierde agua hacia el medio externo y, por lo tanto, se colapsa, separándose la membrana plasmática de la pared celular ( $y_{\text{interno}} > y_{\text{externo}}$ ). En ese momento se dice que ocurre la plasmólisis.*



Nota. Adaptado de (<https://freal.webs.ull.es/BTema11.pdf>)

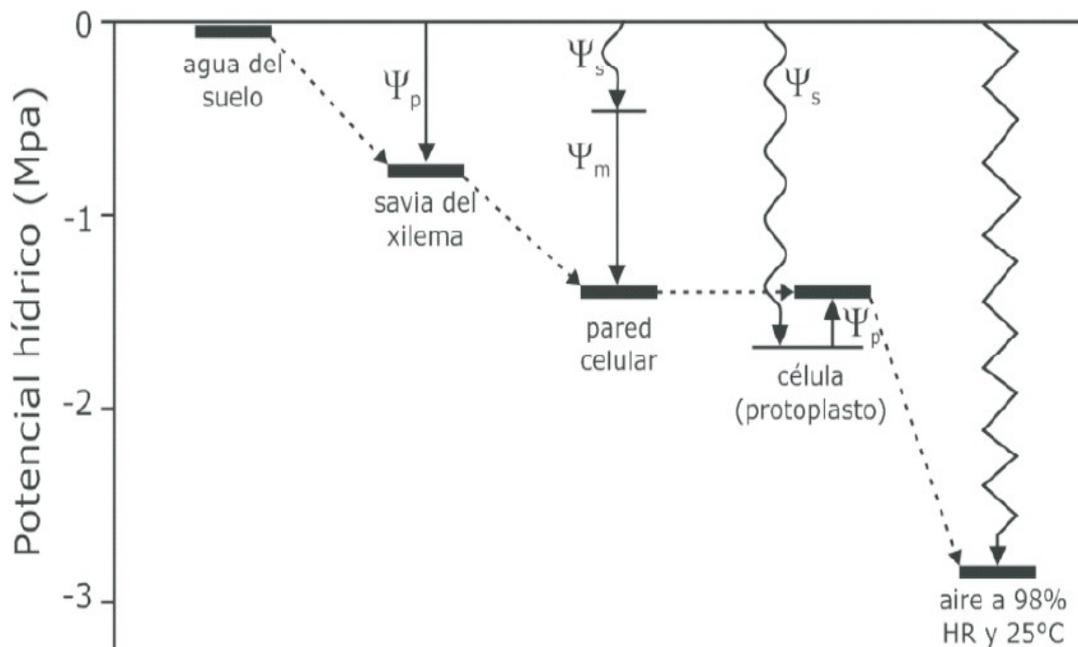
### ¿Cómo es la relación entre el potencial del agua y sus dos principales componentes?

A medida que el agua se difunde a través de una membrana, no sólo se incrementa la presión, sino que también se diluye la solución. Esto incrementará el potencial osmótico en la solución (se hace menos negativo); por lo tanto, la presión requerida para alcanzar el equilibrio será menor a la predicha con el potencial osmótico original.

La relación entre el potencial del agua y sus dos componentes primarios durante la dilución se demuestra con el diagrama de Hofler. Este diagrama describe los cambios en magnitud del potencial osmótico a medida que el volumen de la célula varía, asumiendo que el sistema se expande solamente por la absorción del agua, ya que los solutos no se mueven hacia dentro o hacia afuera durante la expansión celular (Figuras 21, 22).

#### Figura 20

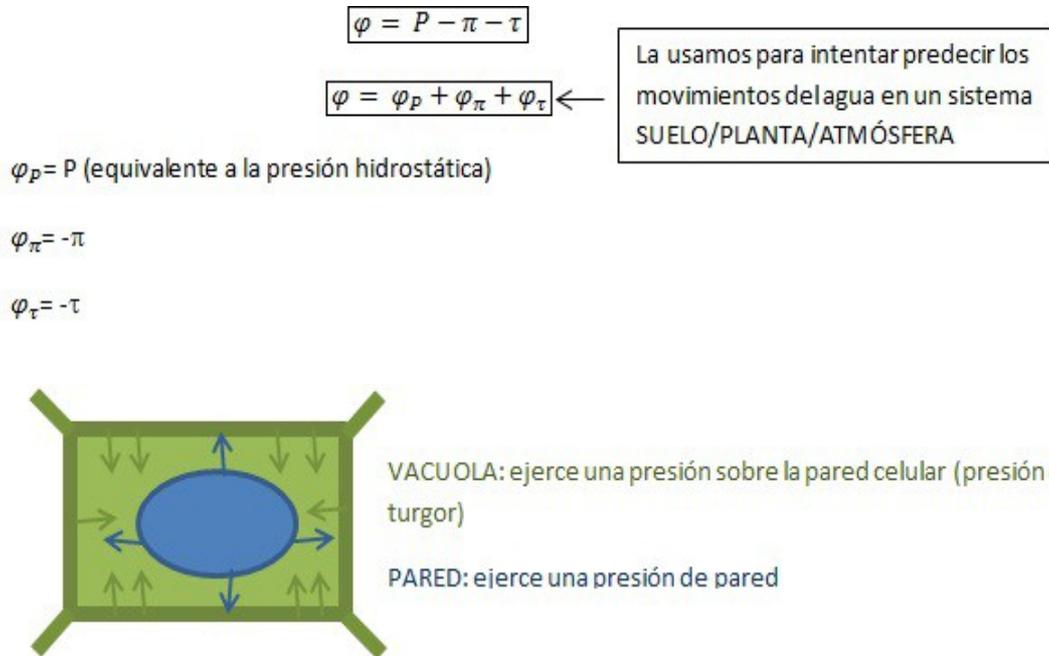
*Difusión de agua a favor de un gradiente de potencial hídrico, desde el suelo ( $\Psi$  levemente menor que cero, debido al  $\Psi_m$ ), a través de la planta, hacia la atmósfera ( $\Psi = -2,77 \text{ MPa}$  con una HR de 98% y a  $25^\circ \text{ C}$ ). Los rectángulos negros representan el valor del  $\Psi$ . En este esquema, el  $\Psi$  de la pared celular está en equilibrio con el  $\Psi$  del protoplastos.*



Nota. Adaptado de (<https://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/ElAguayelPotencialHidrico.pdf>)

**Figura 21**

*Fórmulas utilizadas para determinar el potencial hídrico.*



*Nota.* Adaptado de (file:///C:/Users/JULIO/Downloads/TP1%20-%20Potencial%20Hidrico%20-%20%202017-2018.pdf)

**Tabla 2**

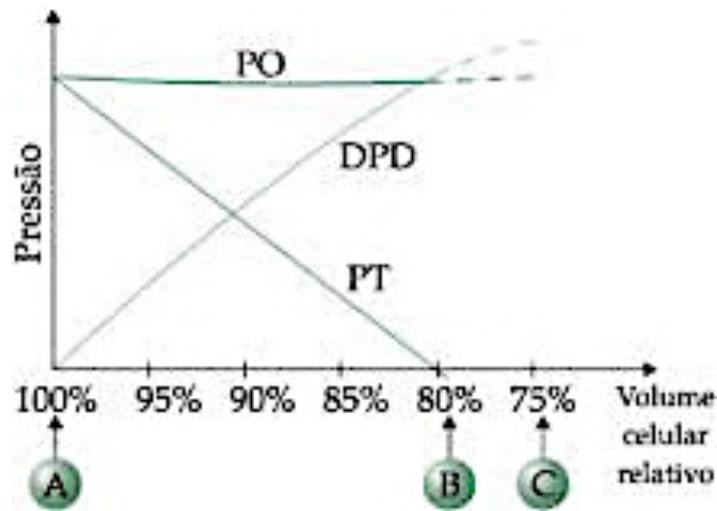
*Potenciales hídricos de varios tejidos vegetales.*

Potenciales hídricos de varios tejidos bajo ciertas condiciones (en MPa)	
Hojas totalmente turgentes.	0.0
Solución nutritiva.	-0.05
La mayoría de las raíces en suelos secos.	-0.2
Hojas de plantas enraizadas en suelos húmedos.	-0.5
Hojas de plantas enraizadas en suelos secos.	-1.0
Agua de mar.	-2.5
Solución de sacarosa 1M.	-2.7
Hojas de plantas enraizadas en suelos muy secos; crecimiento parado o plantas muertas.	-3.0
Hojas de plantas desérticas.	-6.0
Semillas viables.	-20.0

*Nota.* Adaptado de ([http://www.euita.upv.es/varios/biologia/temas/tema\\_12.htm](http://www.euita.upv.es/varios/biologia/temas/tema_12.htm))

**Figura 22.**

Diagrama de Hofler para explicar la turgencia y plasmólisis en relación al potencial hídrico.



Nota. Adaptado de (<https://www1.folha.uol.com.br/folha/interacao/quizfo-biologia.shtml>)

### ¿Cuáles son las características del potencial osmótico en el suelo?

En el suelo, el agua está involucrada en procesos físicos y químicos. El aprovechamiento de este recurso entre el suelo y la atmósfera se ve afectado por la presión osmótica de los solutos disueltos, ya que la actividad del agua depende del efecto osmótico, la presencia de solutos y del potencial matricial. El potencial osmótico es igual en magnitud, pero opuesto en signo a la presión osmótica. El efecto osmótico de soluciones acuosas y extractos de suelo es proporcional a la concentración de solutos de estas soluciones. En varios casos, la presión osmótica es la que condiciona la salinidad de las diferentes aguas naturales y extractos de suelos. El efecto osmótico de las soluciones acuosas está relacionado con la concentración total de sales y no tanto con las concentraciones específicas de uno u otro componente; la presión osmótica es una propiedad coligativa de las soluciones salinas.

En un suelo con valores menores a  $-1.0$  MPa, de bajo estrés osmótico y con un 99% de humedad relativa, la tasa de germinación es cercana a lo máximo esperado en diversas especies de cultivos agrícolas. También los valores bajos de potencial osmótico permiten que las plantas invierten una menor cantidad de energía en ajuste osmótico. Por ejemplo, el crecimiento de algunos cultivos como *Triticum aestivum* L. tienen mayor porcentaje de germinación, en un periodo de 3 a 4 días, cuando el potencial osmótico ronda  $-1.1$  MPa y si éste aumenta a  $-1.6$  MPa el tiempo de germinación se retrasa un día más.

### ***¿Qué podemos inferir del diagrama de Hofler?***

1. Con volumen relativo de la célula de 0.5 (medio llena o desinflada) se tiene un potencial total de agua ( $\Psi$ ) de aproximadamente -1.5 MPa. Esta condición implica que el potencial de presión es igual a cero; por lo tanto, el  $\Psi = \Psi_s$ . En este punto podemos considerar que la célula está en plasmólisis incipiente, es decir el tejido está flácido y el potencial del agua se puede expresar numéricamente de la siguiente manera:

$$\text{Sí } \Psi = \Psi_p + \Psi_s \quad \text{Entonces } \Psi = 0 + (-1.5) \text{ MPa} = -1.5 \text{ MPa}$$

2. Al tener un volumen celular relativo igual a 1.0 la célula está túrgida, pero sin movimiento de agua hacia adentro. En este punto se tiene un potencial de presión ( $\Psi_p$ ) igual a cero, debido a que el potencial del agua es igual al  $\Psi_s$ , que tiene un valor de -1.0 MPa

$$\text{Sí } \Psi = \Psi_p + \Psi_s \quad \text{Entonces } \Psi = 0 + (-1.0) = -1.0 \text{ MPa}$$

3. Con un volumen relativo igual a 2.0, el volumen celular total se ha incrementado al doble, debido en parte a que el  $\Psi_p$  tiene un valor positivo igual a +0.5MPa, promovido por la entrada de agua al interior de la célula y se ejerció una presión hidrostática contra la pared celular, resultando así el crecimiento o elongación celular. Después de esta expansión, el jugo celular se diluye y el potencial osmótico se incrementa, es decir, tiende a cero; por lo tanto, se establece una situación de equilibrio expresada de la siguiente manera:

$$\text{Sí } \Psi = \Psi_p + \Psi_s \quad \text{Entonces } \Psi = +0.5 + (-0.5) = 0 \text{ MPa}$$

### ***¿Qué factores afectan el potencial hídrico?***

El  $\Psi$  resulta afectado por una serie de factores que cambian la energía libre o la actividad química de las moléculas de agua. Por lo tanto, el  $\Psi$  se incrementa (se hace menos negativo) debido a las siguientes condiciones:

1. Desarrollo de presión (turgencia).
2. Incrementos en temperatura.

El potencial total del agua se reduce (se hace más negativo) por las siguientes causas:

1. Adiciones de solutos.
2. Fuerzas métricas que adsorben o retienen agua.
3. Presiones negativas (tensiones).
4. Reducción en la temperatura.

### ***¿Cuáles son las características del potencial hídrico en el suelo?***

El agua en el suelo está sujeta a diferentes campos de fuerza, por lo que su potencial difiere del que mantienen el agua pura en su estado libre. Tales fuerzas resultan de la atracción externa de gases y gravitación. De esta manera, el potencial total del agua del suelo es la suma de la acción independiente de esos factores

$$\Psi_{\text{total}} = \Psi_m + \Psi_{\pi} + \Psi_g$$

El **potencial gravitacional** ( $\Psi_g$ ) es independiente de las propiedades del suelo; se determina por la elevación de cada punto dentro de este con referencia a un nivel arbitrario. El **potencial mátrico** ( $\Psi_m$ ) es una propiedad dinámica relacionada con las fuerzas de absorción y adsorción de cada suelo, las cuales varían con la textura, densidad aparente, materia orgánica, porosidad y cantidad de agua; así, por ejemplo, un suelo arcilloso retiene más agua que un arenoso al mismo potencial de energía. Se usa para calcular las fuerzas que causan la imbibición o retienen el agua en cualquier tipo de matriz. Es el potencial más importante que debe determinarse en el suelo. El **potencial osmótico** ( $\Psi_s$ ) resulta de la presencia de solutos en el agua del suelo que afectan sus propiedades termodinámicas y disminuyen su potencial de energía. Generalmente este fenómeno no afecta el movimiento de agua en el suelo, pero es de suma importancia en donde se presente una barrera de difusión. Por ejemplo, el potencial osmótico del suelo puede limitar la absorción de agua si los solutos se acumulan en los espacios libres o en la periferia de la endodermis radicular, ya que la energía del agua disminuye y, con esta, su capacidad de movimiento hacia el interior de la planta (Figura 23).

### ***¿Por qué el potencial hídrico de la atmósfera es más negativo que el potencial hídrico del suelo?***

Un suelo a punto de “marchitamiento permanente” posee un potencial de -1.5MPa; en cambio, una atmósfera con un 80% de humedad relativa y 20oC de temperatura tiene un

potencial aproximado de -30 MPa. En las zonas áridas, este potencial puede llegar fácilmente a -100 MPa, imponiendo una demanda atmosférica mayor y un efecto más grande sobre las pérdidas de agua. El gradiente por el cual el agua se mueve de la planta a la atmósfera no está determinado por los potenciales hídricos, sino por las diferencias de presión de vapor de agua entre la cavidad estomatal de la planta y la atmósfera. La humedad y la temperatura, principalmente, influyen en este gradiente de presión de vapor.

***¿Hay relación entre el potencial hídrico de la atmósfera ( $\Psi$ ) y la humedad relativa?***

Sí, el  $\Psi_{\text{atmósfera}}$  está relacionado con la humedad relativa del aire.

La humedad relativa (HR) mide la relación entre la cantidad de vapor de agua (V) presente en una masa de aire y la cantidad máxima de vapor que esa masa podría admitir a una temperatura determinada ( $V_0$ ).

$$HR = (V / V_0) \times 100$$

Representa la proporción en que la capacidad de una masa de aire de contener vapor de agua se halla ocupada efectivamente por vapor de agua.

***¿Cómo se calcula el potencial hídrico de la atmósfera?***

El potencial hídrico de la atmósfera se puede calcular con una ecuación derivada de la ley de Raoult:

$$\Psi = \frac{RT}{V} \ln \frac{p}{p^0}$$

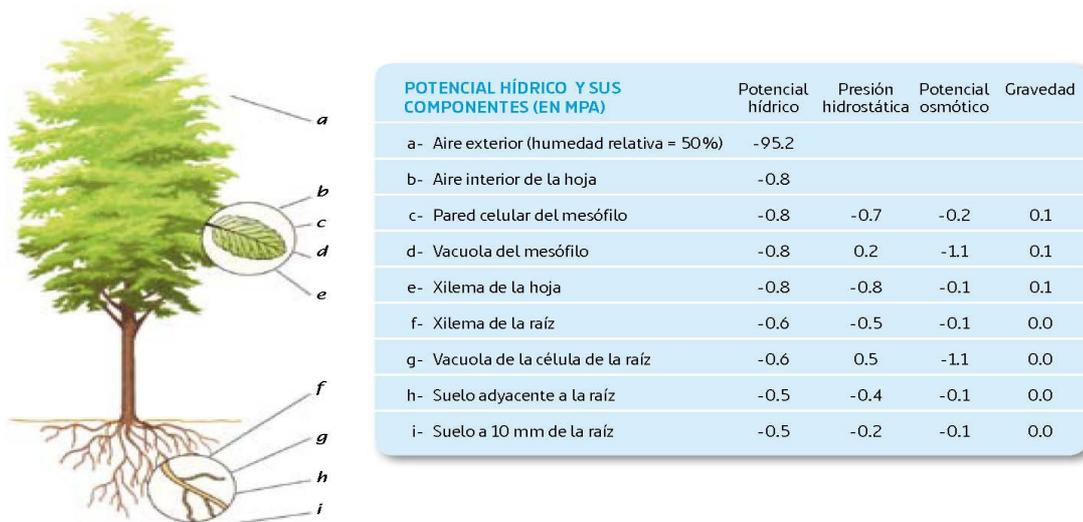
donde, R es la constante universal de los gases ideales, T es la temperatura absoluta, V es el volumen molar del agua, p es la presión parcial de vapor de agua de saturación y  $p^0$  es la presión parcial actual de la atmósfera. Puesto que la HR es  $100p/p^0$ , también se puede escribir como:

$$\Psi = - \frac{RT}{V} \ln \frac{HR}{100}$$

Con esta ecuación se puede obtener el potencial hídrico del aire cuando se conoce su temperatura y humedad relativa. La transpiración de una planta depende más de la diferencia de presión de vapor ( $DPV = p - p_0$ ) que de la HR. En la figura 24 se muestran las presiones parciales de valor de agua a saturación ( $p$ ) y a humedades relativas del 50% y 25%. El DPV aumenta fuertemente con aumentos de la temperatura.

**Figura 23**

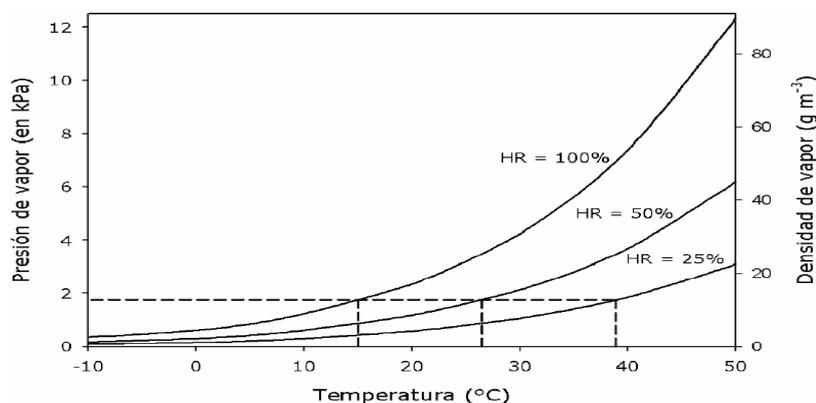
Potencial hídrico y sus componentes (en MPa).



Nota. Adaptado de (<https://tapeda.blogs.uv.es/2008/12/12/>)

**Figura 24**

Relación entre la humedad atmosférica (expresada tanto en términos de presión de vapor como de densidad de vapor) y la temperatura del aire en condiciones de aire saturado (HR = 100%) y HR del 50% y 25%. Las líneas discontinuas son un ejemplo que muestra que el aire con 100% de HR a 15°C, con una  $p = 1,704$  kPa, tiene la misma cantidad de humedad que el aire a 50% de HR y 26,5°C, y que el aire a 25% de HR y 38,9°C.



Nota. Adaptado de (<https://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/ElAguayelPotencialHidrico.pdf>)

### ***¿Cuál es la variable que permite estudiar el estado hídrico de una planta?***

El estado hídrico de las plantas se puede estudiar en términos de **contenido hídrico** (CH), expresado como porcentaje del peso seco: **CH =  $P_f - P_s / P_s \times 100$**

**P<sub>f</sub>**: peso fresco de la muestra,

**P<sub>s</sub>**: peso seco de la muestra, determinado después de mantenerla en estufa a 80° C durante 24 horas.

Problemas para medir con exactitud el contenido hídrico de las plantas es debido a variaciones del peso seco y peso fresco; se puede expresar el contenido hídrico sobre la base del contenido hídrico a plena turgencia, es decir, al peso turgente (Pt), pasando a denominarse contenido hídrico relativo (CHR), que representa la cantidad de agua de un tejido en comparación con la que podría contener en hidratación completa.

$$\text{CHR} = P_f - P_s / P_t - P_s \times 100$$

### ***¿Cuáles son las características del potencial mátrico?***

Es una variación del potencial hídrico debido a la tendencia de los sólidos a absorber (retener) agua, o también, es la energía del agua debido a la fuerza de retención de los poros y de adsorción de las partículas del suelo. Así le resta energía al agua disminuyendo el potencial hídrico. En un suelo saturado su valor es 0 bar y en suelo insaturado (debajo de -10 kPa o -0.1 bar) su valor es negativo. Es muy importante en tejidos deshidratados, semillas, células de paredes muy gruesas, suelo, etc.

### ***¿Qué son los osmolitos?***

Los osmolitos son solutos compatibles de bajo peso molecular que se acumulan en grandes concentraciones sin afectar al metabolismo celular. Su función es reducir el potencial hídrico ( $\Psi$ ) sin que los haga el turgor celular ( $\Psi_p$ ), aumentando la presión osmótica ( $\Psi_s$ ) y manteniendo así el balance hídrico ( $\Psi = \Psi_p - \Psi_s$ ), lo que permite la elongación de las células y facilita las conductancias estomáticas más altas a potenciales hídricos más bajos. Además, en muchos casos (osmoprotectores) protegen macromoléculas como proteínas y lípidos frente al estrés hídrico, salino, térmico, etc., facilitando su estabilización.

En general son compuestos con carga eléctrica no muy elevada, polares, altamente solubles y con una gran cubierta hídrica en solución. En estado anhidro los grupos  $-OH$  de algunos de ellos reemplazan al agua en la formación de puentes de hidrógeno con los residuos polares de proteínas y fosfolípidos.

### *¿Cómo se explica el proceso de imbibición?*

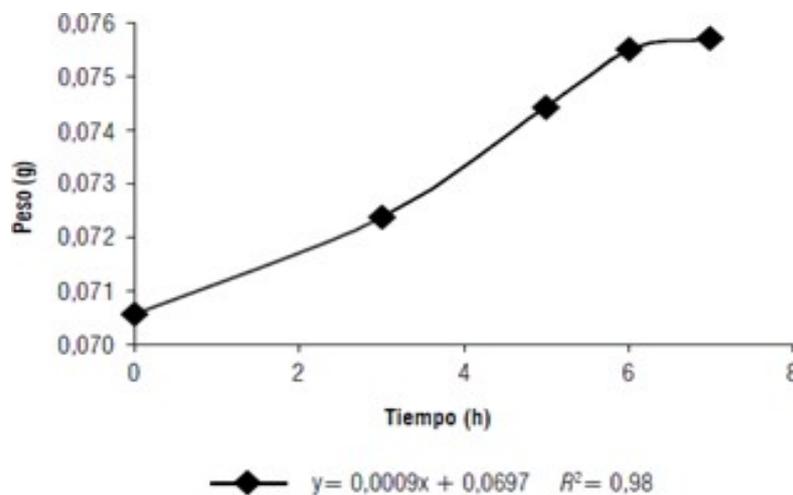
En las semillas, el proceso de difusión del agua al interior de esta se conoce como imbibición, en la cual el movimiento de agua ocurre de un área de alto potencial a otra de bajo potencial, pero sin la ayuda de una membrana diferencial. Algunas fuerzas de atracción, por lo regular químicas o electrostáticas, están implicadas en la imbibición. Las presiones que se generan (causadas por el hinchamiento del imbibiente) pueden ser muy grandes: la presión de una semilla en germinación rompe la testa, y una semilla, insertada a modo de cuña en una fisura, puede resquebrajar la roca con la presión de su imbibición de agua. Este proceso, debido a los materiales coloidales de las células, coadyuvan a que soporten condiciones severas de sequía gracias a la tenacidad con que se retiene el agua imbibida.

### *¿Cuál es el potencial que permite calcular las fuerzas que causan la imbibición?*

Puesto que el agua se mueve bajo la influencia de la imbibición, el potencial de agua ( $\Psi$ ) debe estar afectado por tales fuerzas. El potencial mátrico ( $\Psi_m$ ) se usa para calcular todas las fuerzas que causan la imbibición o retienen el agua en cualquier tipo de matriz (Figura 25).

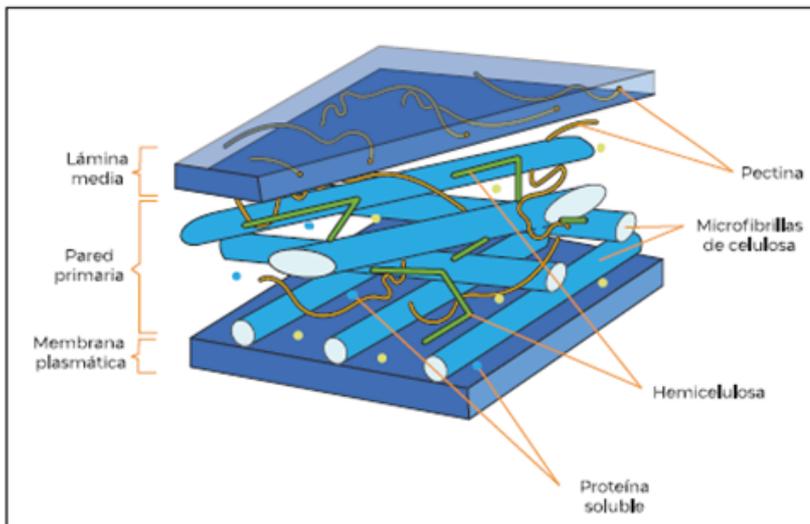
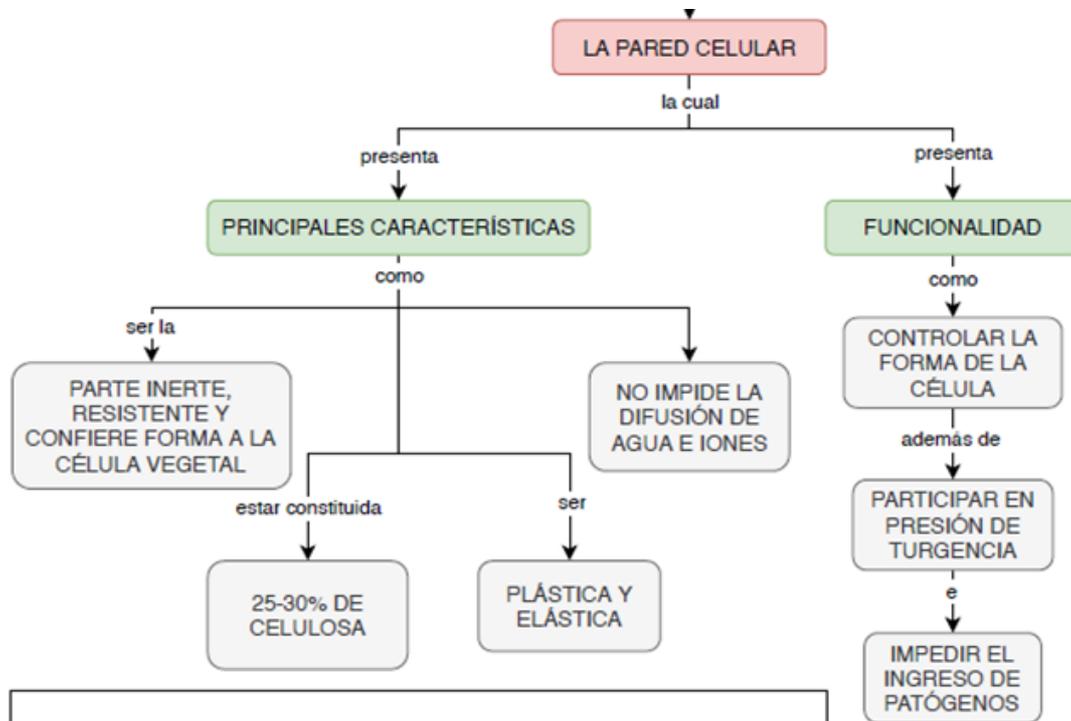
**Figura 25**

*Incremento de peso en semillas de mortiño (*V. meridionale*) durante el proceso de imbibición.*

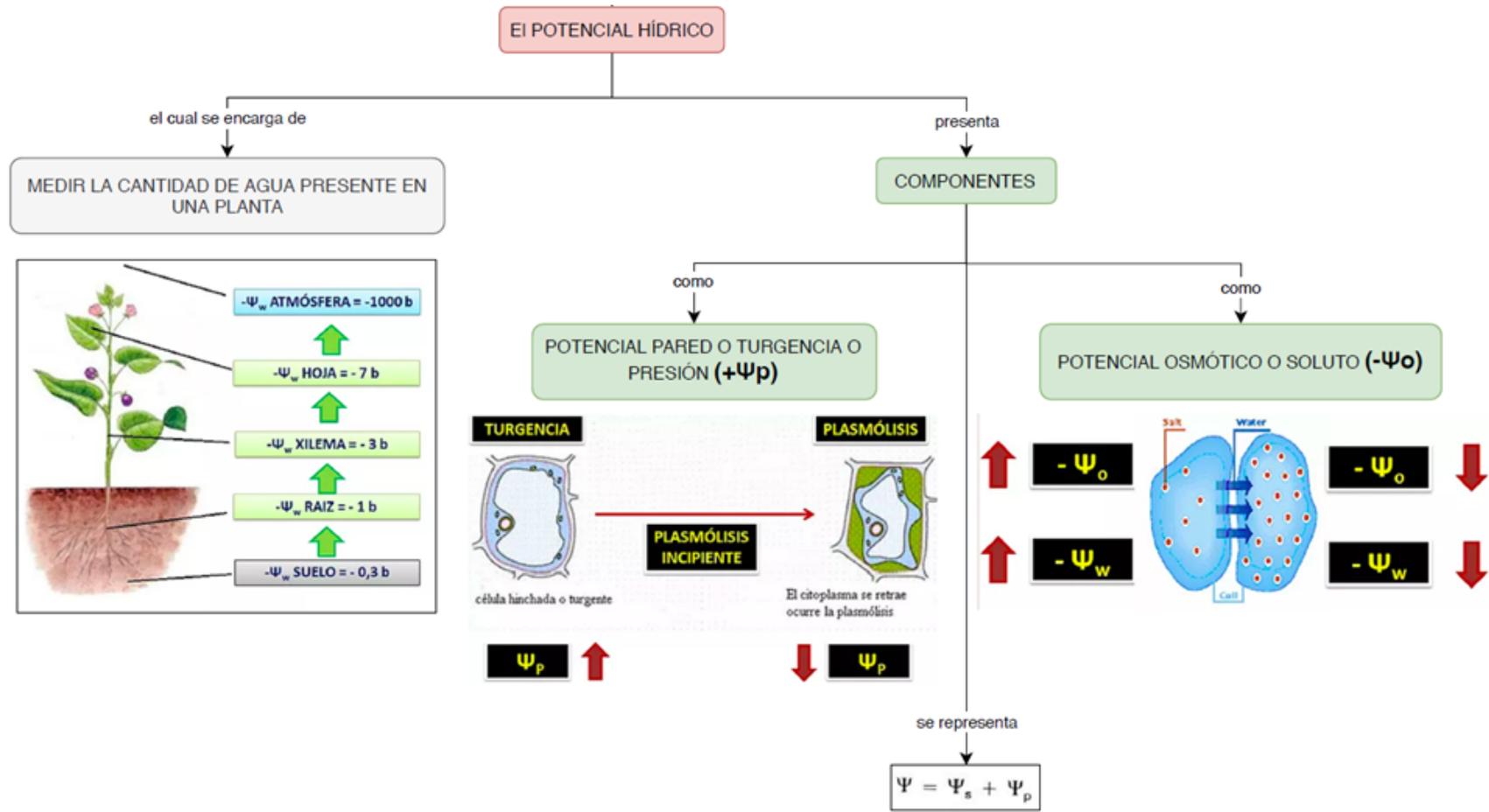


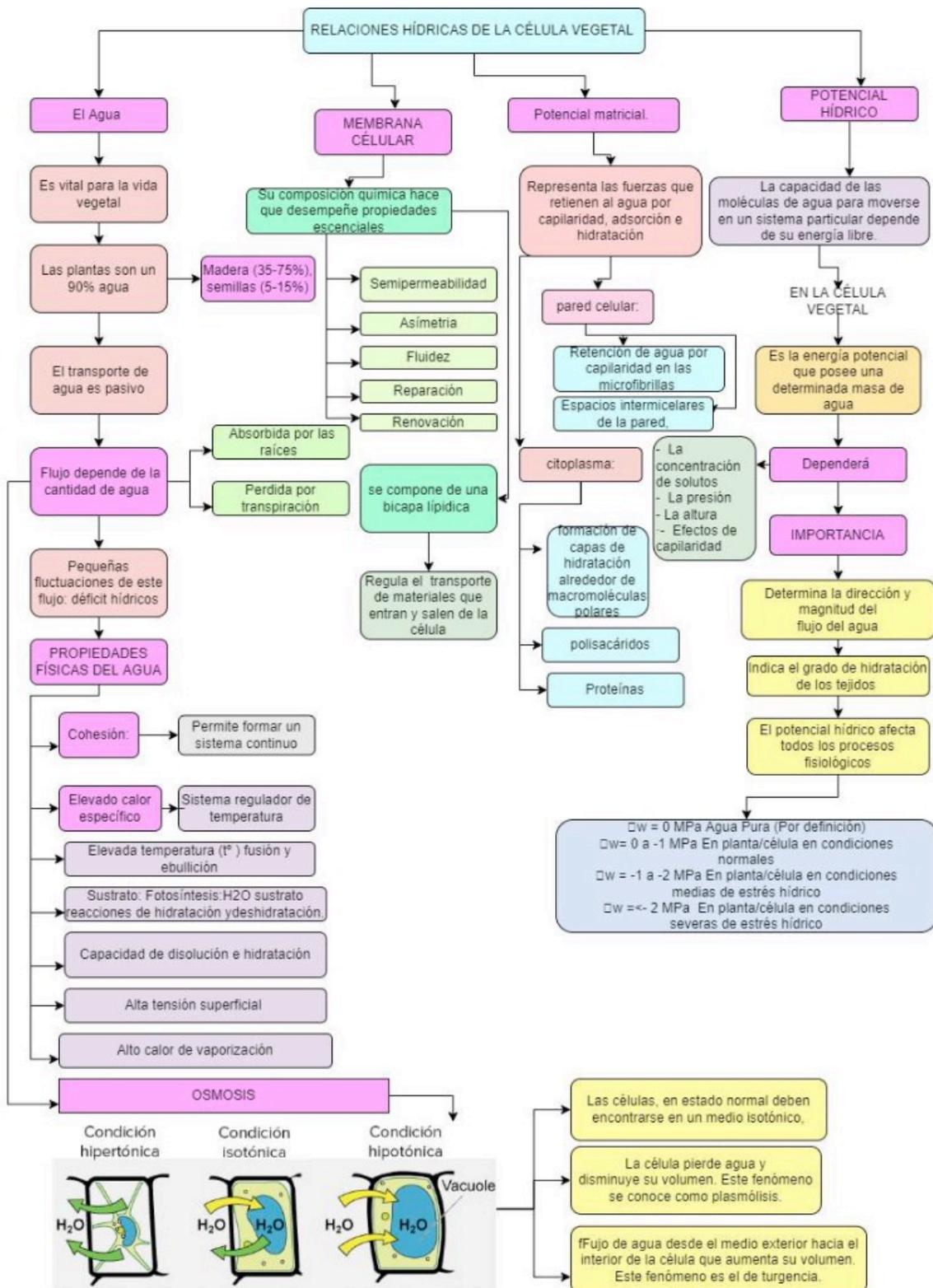
Nota. Adaptado de ([http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0120-99652009000100003](http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-99652009000100003))

# Resumen



Estructura de la pared celular vegetal.





## Referencias

- Argentel, L., González, L. M., Ávila, C. y Aguilera, R. (2006). Comportamiento del contenido relativo de agua y la concentración de pigmentos fotosintéticos de variedades de trigo cultivadas en condiciones de salinidad. *Cultivos Tropicales*, 27(3), 49-53.
- Barroso, L. y Jerez, E. (2000). Comportamiento de las relaciones hídricas en la albahaca blanca (*Ocimum basilicum* L.) al ser irrigadas con diferentes volúmenes de agua. *Cultivos Tropicales*, 21(3), 57-59.
- Borjas, R., Rebaza, D. y Julca, A. (2015). Contenido hídrico de dos variedades de olivo (*Olea europaea* L.) en el Valle de Cañete, Lima-Perú. *Scientia Agropecuaria*, 6(3), 147-154.
- Chen, H. y Jiang, J.G. (2010). Osmotic adjustment and plant adaptation to environmental changes related to drought and salinity. *Environ. Rev.*, 18, 309-319.
- Frois de Andrade, M., Ramos-Cairo, P. y Santos, J. (2015). Water relations and photosynthesis of young coffee plants under two water regimes and different N and K doses. *Agrociencia*, 49(2), 153-161.
- García Petillo, M. (2008). *Manejo del riego: uso de instrumentos de medición de agua del suelo y del estado hídrico de los cultivos, presentación de casos de estudio incluso en riego deficitario*. Jornadas sobre "Ambiente y Riegos: Modernización y Ambientalidad", La Antigua (Guatemala), 11 al 14 de agosto de 2008, Red Riegos, CYTED y AECID <https://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/Metodosdemedicionestadohidricoplantas.pdf>
- García Terán, V. E. (2014). *Desarrollo e implementación de sensores para medir potencial hídrico en hojas de planta*. Tesis Maestría. Centro de Investigaciones en Óptica <https://cio.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1002/758/1/15953.pdf>
- Giménez, D.O., Simontacchi, M., Carbone, A., Luquez, V., Ruscitti, M., y Tambussi, E., Gergoff, G. (2018). *Fisiología vegetal (curso)*. *Economía del agua*. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. Universidad Nacional de la Plata. [https://aulavirtual.agro.unlp.edu.ar/pluginfile.php/76771/mod\\_resource/content/1/Agua%202018.pdf](https://aulavirtual.agro.unlp.edu.ar/pluginfile.php/76771/mod_resource/content/1/Agua%202018.pdf)
- Lira-Méndez, K. y Mayek-Pérez, N. (2006). Potencial osmótico variable en el crecimiento in vitro y la patogenicidad en frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) de *Fusarium* spp. *Rev. Mex. Fitopatol.*, 24, 88-96.

- Mancilla, O., Medina, E., Ortega, H., Guevara, R., Hueso, E.M., Olguín, J., Fallad-Chavez, J. y Huerta, J. (2018). Estimación del potencial osmótico mediante diferentes formulaciones, en cuerpos de agua de Tlaxcala, Puebla y Veracruz, México. *Interciencia*, 43, (9), 637-64.
- Munns, R. y Gilliam, M. (2015). Salinity tolerance of crops -what is the cost? *New Phytol.*, 208, 668-673.
- Quintal, W., Pérez-Gutiérrez, A., Latournerie, L., May-Lara, C., Ruiz, E. y Martínez, A. (2012). Uso de agua, potencial hídrico y rendimiento de chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) *Revista Fitotecnia Mexicana*, 35 (2),155-160.
- Sánchez-Bernal, E. I., Ortega-Escobar, H. M., Can-Chulim, A., Galicia-Jiménez, M.M., Camacho-Escobar, M.A. (2019). Evaluación de potenciales osmóticos en suelos y aguas costeros de Oaxaca, México, mediante ecuaciones de predicción. *Acta Universitaria Multidisciplinary Scientific Journal*, 29  
<http://doi.org/10.15174/au.2019.2125>  
<http://www.scielo.org.mx/pdf/au/v29/2007-9621-au-29-e2125.pdf>
- Wuest, S.B. y Lutcher, L. K. (2013). Soil water potential requirement for germination of winter wheat. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 77, 279-283.
- Zekri, M. y Parsons, L. R. (1992). Salinity tolerance of citrus rootstocks. Effects of salt on root and leaf mineral concentrations. *Plant Soil*, 147, 171-181.

# 3

## Absorción y transporte de agua



### 3

## Absorción y transporte de agua

### ¿Cuáles son las características del suelo?

El suelo es roca desgastada y descompuesta por el tiempo y fragmentos minerales (geológicos) mezclados con agua y aire. Pueden llevar sobre su superficie una cierta cantidad de cargas fijas (negativas normalmente), capaces de adsorber ciertos cationes, como  $K^+$  o  $Ca^{2+}$

Los cationes adsorbidos no son arrastrados por el agua gravitacional y pueden pasar a la solución del suelo o a la raíz mediante su intercambio por otro catión o por protones procedentes del ácido carbónico

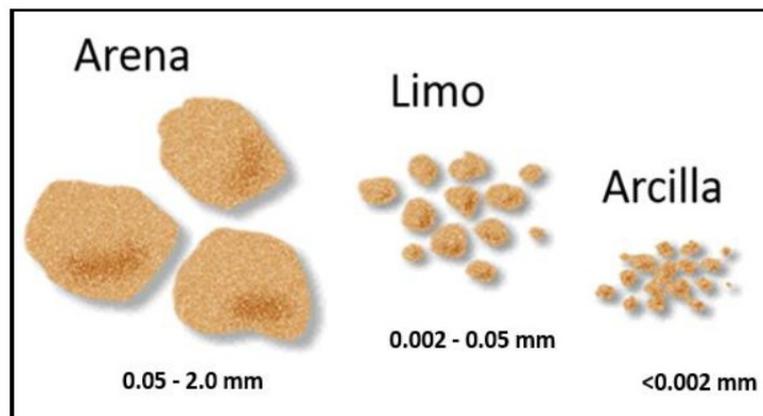
Los suelos fértiles contienen los nutrientes en forma disponible para el crecimiento de las plantas. Las raíces de las plantas actúan como mineros moviéndose a través del suelo y trayendo minerales a la planta (Figura 26).

- El suelo es un sistema poroso formado de infinidad de partículas sólidas de diferentes tamaños y composición química.
- Los espacios que dejan estas partículas están ocupados en parte por aire y en parte por agua.
- En el  $\Psi_{\text{suelo}}$  el componente que más influye es el  $\Psi_m$  debido a las fuerzas de adsorción que aparecen en las superficies de contacto entre las partículas del suelo y el agua capilar. Entonces en el suelo encontramos los siguientes tipos de agua:
  1. **Agua gravitacional:** agua que se infiltra por gravedad a las capas profundas.
  2. **Agua capilar:** agua que permanece retenida por las partículas del suelo. Es la que permanece disponible para ser absorbida por las raíces, aunque también puede evaporarse.
- Cuando un suelo saturado de agua ha perdido su fracción de agua gravitacional, pero conserva toda el agua capilar se dice que se encuentra en **Capacidad de Campo**.

- **Punto de Marchitamiento Permanente (PMP):** cantidad de agua capilar que ya no puede ser absorbida por las raíces. Para la mayoría de las plantas este PMP tiene un  $\Psi_{\text{suelo}}$  de -1.6 MPa.

**Figura 26**

*Dimensiones de las partículas del suelo.*



Nota.

Adaptado

de

[https://www.juntadeandalucia.es/agriculturaypesca/ifapa/teleformacion/descarga/uds/agriculturaecologica\\_ud4/contenidos2.html](https://www.juntadeandalucia.es/agriculturaypesca/ifapa/teleformacion/descarga/uds/agriculturaecologica_ud4/contenidos2.html)

### *¿Cuáles son las características físicas del suelo?*

- **Textura del suelo.** La textura indica la proporción de las partículas fundamentales del suelo: arcilla, limo y arena, que se pueden agrupar en fina, media y gruesa. El diámetro de las partículas de arcilla es menor de 0.002 mm, las de limo están entre 0.002 y 0.05 mm y las de arena son entre 0.05 y 2.0 mm. La textura, además influye en la cantidad y disponibilidad de agua y nutrimentos, así como en la aireación, drenaje y accesibilidad en el uso de implementos agrícolas.
- **Humedad del suelo.** Referida a la cantidad de agua disponible para la planta. Dicho contenido puede variar de acuerdo al tipo y cantidad de arcilla y el porcentaje de MO (materia orgánica) que se encuentre en el suelo. Entre mayor cantidad de arcilla y/o MO entonces mayor cantidad de agua retenida; es por ello que suelos arenosos suelen saturarse más rápidamente que un arcilloso. Es importante conocer el manejo de los riegos en el cultivo en base al tipo de suelo y evitar un estrés hídrico que repercuta en el rendimiento.

- **Conductividad hidráulica.** Es definida como la capacidad del suelo para transmitir agua y oxígeno hacia el perfil del suelo. Su determinación es considerada como una medición indirecta de la compactación, de la estabilidad estructural del suelo y/o posible presencia de sodio en la fase de intercambio. Una baja conductividad hidráulica ( $< 2.5$  cm/h) puede deberse a un bajo contenido de materia orgánica, combinada con un alto contenido de sodio ( $> 5\%$  de PSI), sobre todo en suelos de textura fina. Suelos con este problema pueden mejorar su condición al incorporarles una fuente calcio (yeso agrícola) y/o MO.
- **Penetrabilidad.** Es la resistencia que presenta un suelo a la penetración radical y está íntimamente ligada a la densidad aparente (sólidos por unidad de volumen) y al nivel de la humedad del suelo. Se mide con aparatos denominados penetrómetros y se expresa en kg/cm<sup>2</sup>. La penetrabilidad está estrechamente relacionada con el volumen de raíces. Según algunos estudios, resistencias mayores a 20 kg/cm<sup>2</sup> medida a capacidad de campo, ocasiona crecimientos limitados de las raíces de cultivos de alfalfa, maíz y algodón.
- **La porosidad del suelo.** La porosidad es la cantidad de espacio de los poros en el suelo y que se subdivide en macro y microporos. El porcentaje de porosidad es alto en suelos de textura fina con una mayor proporción de microporos, lo cual favorece una mayor retención de humedad en relación a un suelo arenoso. Por otro lado, a medida que aumenta la densidad aparente, la porosidad disminuye e influye directamente en la aireación del suelo, llegando a disminuir en casos extremos el desarrollo de las raíces. Los poros de diámetros de 0.2 a 0.3 mm limitan el crecimiento de raíces.

### ***¿Por qué es perjudicial un suelo compactado?***

La compactación del suelo está referida a la reducción de la porosidad de los suelos, incrementando la densidad aparente de este. Por lo tanto, el fenómeno de compactación limita el espacio para el almacenamiento o movimiento del aire y agua dentro del suelo. Además, es una de las principales causas de restricción física para el crecimiento radical de los cultivos. Los suelos con mayor tendencia a compactarse son suelos de texturas finas a medias comparados con suelos de texturas gruesas. De igual manera, suelos con bajos contenidos de materia orgánica o con altos contenidos de humedad son más susceptibles a sufrirla.

### ***¿Cuáles son las propiedades físicas del suelo?***

Las propiedades físicas del suelo se refieren a cómo se ve, se siente o se comporta un suelo en procesos que no implican modificaciones químicas. Entre las propiedades físicas del suelo más importantes para la agricultura y el ambiente están la densidad aparente, la densidad real, la textura, la estructura, la porosidad y el calor, y dentro de los procesos de transporte que se verifican en el suelo son de gran interés para la agricultura el movimiento del agua, la renovación constante del aire, el movimiento de solutos y la transmisión de calor.

### ***¿Cuáles son los tipos de uniones del agua al suelo?***

El contenido y retención de agua por un suelo no tiene un carácter homogéneo, sino que resulta de la interacción de distintas fuerzas y componentes. Se suelen distinguir cuatro tipos de uniones del agua al suelo:

- el agua gravitacional corresponde al agua que, en un suelo saturado de agua, rellena transitoriamente los espacios de aire y se pierde por infiltración, por acción de la gravedad.
- el agua capilar es la fracción de agua del suelo más importante para la dinámica hídrica de las plantas. Corresponde al agua retenida, tras el drenaje del agua gravitacional, por las superficies y fuerzas capilares del suelo.
- el agua de imbibición se debe a la retención de agua por acción de los coloides del suelo. Normalmente es de escasa significación, por su poca disponibilidad para la vida de las plantas.
- el vapor de agua en equilibrio con la fase líquida que rellena los espacios de aire libre entre las partículas del suelo.

### *¿Cuáles son los componentes del potencial hídrico en el suelo?*

Si expresamos el contenido de agua de un suelo en términos de su energía libre, podemos distinguir varios componentes en el potencial hídrico de un suelo.

$$\psi_{\text{suelo}} = \psi_m + \psi_s + \psi_p + \psi_g$$

$\psi_m$ : potencial matricial  
 $\psi_s$ : potencial osmótico  
 $\psi_g$ : potencial gravitacional  
 $\psi_p$ : potencial de presión

### *¿Cuáles son los valores normales de potencial hídrico de un suelo?*

Los valores más frecuentes para suelos normales son de  $-0,1$  a  $-0,2$  MPa.

### *¿Cuál es el valor del potencial hídrico de un suelo saturado con agua?*

Un suelo tiene cero como valor de potencial hídrico cuando se encuentra totalmente saturado con agua pura a la presión atmosférica. Un suelo saturado de agua tiene su máxima retención de agua, pero rápidamente pierde, por acción de la gravedad, parte de su contenido en agua (agua gravitacional).

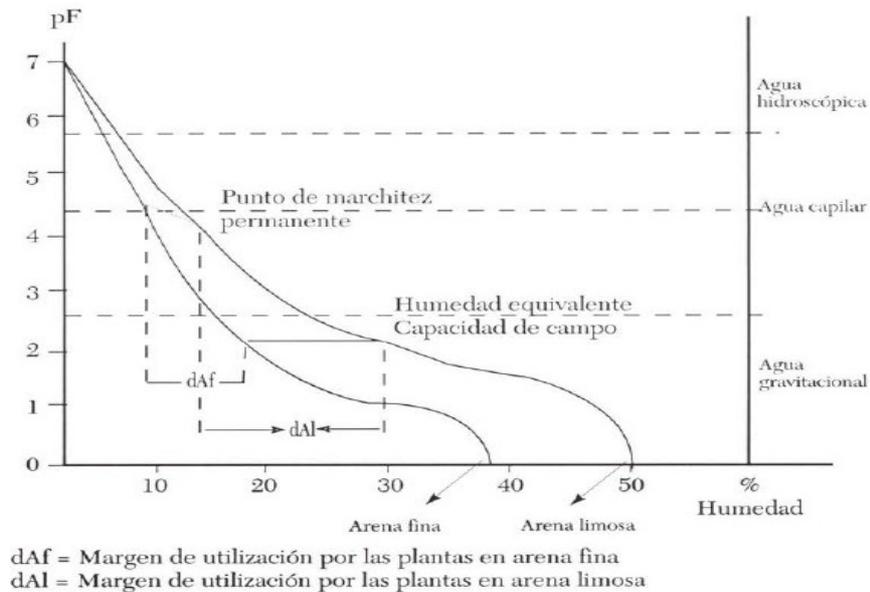
### *¿Cómo se define la capacidad de campo y el punto de marchitez permanente?*

- **Capacidad de campo:** Es el contenido de humedad relativa de un suelo saturado de agua que ha drenado libremente el **agua gravitacional**, es decir, agua disponible en un determinado momento para la planta. Depende del tipo de suelo y del potencial nutricional que tenga.
- **Punto de marchitez permanente (PMP):** Es el contenido hídrico de un suelo, expresado en porcentaje de peso fresco, en el que las hojas marchitas ya no pueden recuperarse de su marchitez, colocadas en una atmósfera saturada de humedad a menos que se agregue agua al suelo. Corresponde prácticamente al **agua higroscópica** del suelo.

Los suelos de partículas finas, así de mayor superficie, tienen la capacidad de campo y el punto de marchitamiento permanente más elevados que los de textura gruesa. Por este motivo, los suelos arcillosos presentan, junto a una mayor retención de agua, también una mayor disponibilidad de ella para las plantas que los suelos arenosos (Figura 27).

**Figura 27**

*Tipos de agua en relación con la retención en el suelo.*



*Nota.* Adaptado de (<https://compartirmateriales.blogspot.com/2019/02/comportamiento-de-la-materia-desde-el.html>)

### ***¿Para qué utilizan las plantas los minerales del suelo?***

Las plantas usan ese mineral como:

- Componente estructural de carbohidratos y proteínas.
- Componente de macromoléculas utilizadas en el metabolismo, como el magnesio en la clorofila y el fósforo en el ATP.
- Activador de enzimas, como el potasio, que activa posiblemente cincuenta enzimas.
- Mantenimiento del balance osmótico.

### ¿Cuál es la relación entre el potencial mátrico y la humedad aprovechable?

El agua en el suelo está afectada por diversas fuerzas que tienen su origen en la presencia de sales disueltas en el agua, en un fenómeno de interfase entre los poros y las partículas coloidales del suelo, y otras como la gravedad, presión hidrostática y presión barométrica. Tales fuerzas hacen que el agua sea adsorbida (retenida en la superficie de las partículas por fuerzas eléctricas) temporalmente por el suelo; que sea transferida o distribuida de un punto a otro del perfil; que drene o percole; que fluya a la superficie y sea evaporada; o que se desplace hacia las raíces de las plantas y sea transpirada hacia la atmósfera. La fuerza (potencial mátrico) con que el agua es retenida por el suelo, depende de la cantidad de agua presente en el sustrato. Mientras más seco está el suelo, mayor es la tenacidad con que el agua es retenida y más es el esfuerzo que debe hacer la planta para absorberla. Por el contrario, si el suelo está muy húmedo, parte del agua no puede ser retenida y se infiltra en profundidad. En este contexto se establecen los niveles de contenido de agua en el suelo que se denominan: de “saturación”, “capacidad de campo” y “punto de marchitez permanente”. La diferencia entre estos dos últimos niveles definen lo que se conoce como “humedad aprovechable del suelo” (Figuras 28, 29).

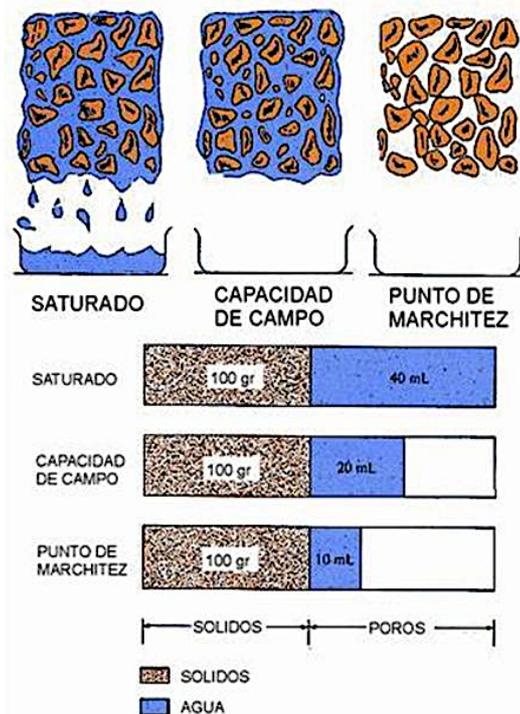
#### Figura 28

La humedad aprovechable corresponde al agua retenida entre los dos límites de potencial, y es el agua que las plantas pueden absorber sin dificultad. Por ejemplo, si la “capacidad de campo” de un suelo es de un 50% y el “punto de marchitez permanente” de un 30%, la “humedad aprovechable” es de un 20% (50 - 20). Cuando se ha agotado el 50% de esta agua (10) se debe regar, a este concepto se denomina “umbral de riego”. A continuación, se dan valores medios de “capacidad de campo”, “punto de marchitez permanente” y “humedad aprovechable para suelos de distintas texturas”, considerando una proporción normal y homogénea de materia orgánica.

$$\text{HUMEDAD APROVECHABLE} = \frac{\text{CAPACIDAD DE CAMPO} - \text{PUNTO DE MARCHITEZ PERMANENTE}}{100}$$

Figura 29

Distribución del agua en el suelo.



Nota. Adaptado de (<http://xallwarja.blogspot.com/2013/04/el-agua-en-el-suelo-disponibilidad.html>)

### ¿Cuáles son las funciones de la raíz?

- **Anclaje:** considerada una de las funciones principales al explorar grandes profundidades. Se establece una red de sostén que puede soportar el crecimiento de la planta y condiciones adversas como vientos fuertes.
- **Extracción de agua:** la presencia de agua al igual que con muchos organismos es fundamental, sirve como vehículo para el transporte de nutrientes y funciona como medio para la mayoría de reacciones bioquímicas en la planta.
- **Absorción de nutrientes:** es la vía por donde las plantas toman todos los nutrientes minerales que necesitan para su crecimiento y desarrollo.

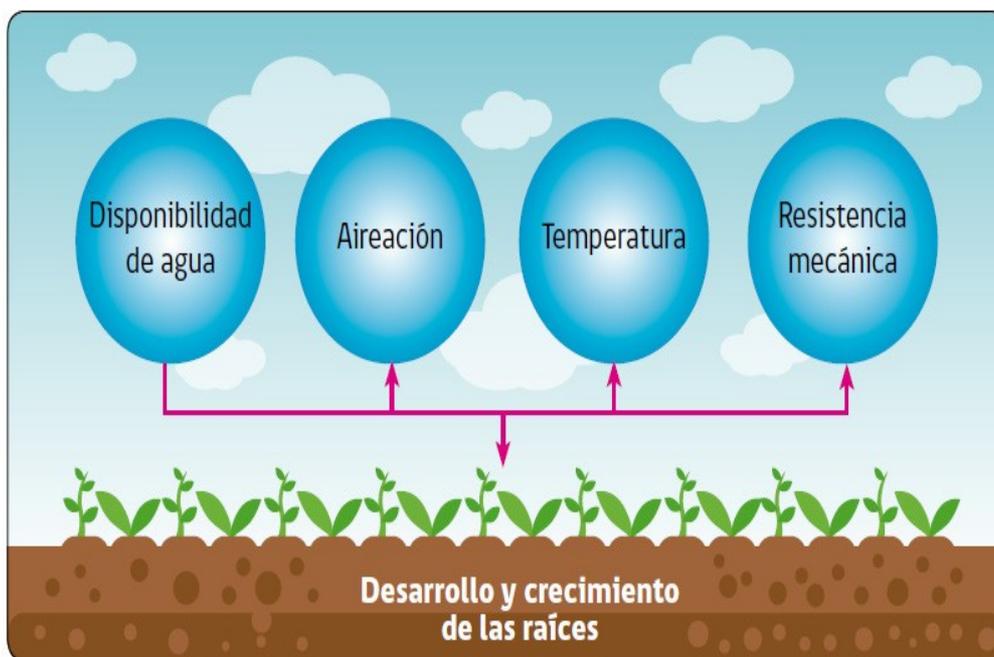
### ¿Qué factores favorecen el desarrollo de las raíces?

Aparte de su expresión genética determinada, el desarrollo de los sistemas radiculares está condicionado fundamentalmente por cuatro factores: temperatura, humedad, aireación

y resistencia mecánica del suelo. También se debe añadir las variables biológicas, fitosanitarias en el caso de plagas y enfermedades, pero también la actividad de los llamados microorganismos benéficos del suelo. Entre los microorganismos benéficos del suelo, en algunos casos catalogados como biofertilizantes, se puede mencionar *Trichoderma*, micorrizas, *Rhizobium*, *Azospirillum*, actinobacterias (o *Actinomyces*), *Bacillus*, rizobacterias (ej. *Azospirillum* y *Bradyrhizobium*) (Figura 30).

### Figura 30

Factores que favorecen el desarrollo de las raíces



Nota. Adaptado de (<https://brainly.lat/tarea/22582898>)

### ¿Cuál es la función de los pelos radicales?

Los pelos radicales son proyecciones tubulares de las células epidérmicas de la raíz. Estos aumentan el área de superficie de la raíz y la interface entre la planta y el suelo. En centeno (Secale cereale L.) la planta puede tener 14 mil millones de pelos radicales que proporcionan 400 m<sup>2</sup> de superficie en 50 litros de suelo. Los pelos de la raíz desempeñan funciones importantes en la absorción de nutrientes y agua, secreción de ácidos orgánicos,

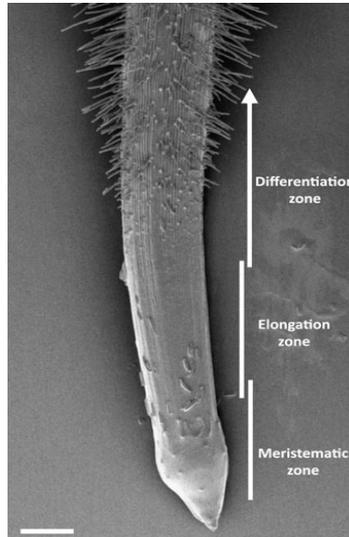
de anclaje, y en la interacción con microorganismos del suelo. Los pelos de raíz desempeñan un papel importante en la absorción de nutrientes inmóviles (iones con bajo coeficiente de difusión en el suelo) como el fosfato y potasio. Porque tienen un pequeño radio, los pelos radicales exploran un mayor volumen de suelo por unidad de superficie que de los cilindros de raíz gruesa. Los canales de ingreso y transportadores de fosfato y potasio, el agua, amonio, nitrato, urea, calcio, péptido y el sulfato se han encontrado en los pelos radiculares.

Los pelos de la raíz también juegan un papel en la modulación de propiedades y la composición de la rizósfera. Las raíces exudan un gran número de compuestos orgánicos, incluyendo ácidos orgánicos, aminoácidos, proteínas, mucílagos, metabolitos secundarios y fenólicos. La compleja gama de compuestos exudados realizan diversas funciones en la rizósfera incluidas captación de agua, la movilización de nutrientes, desintoxicación de metales, y la inhibición del crecimiento de las bacterias patógenas, los herbívoros invertebrados o las plantas vecinas. Algunos exudados también actúan como una señal quimiotáctica o promueven el crecimiento de hongos y bacterias simbióticas. Los pelos de las raíces están directamente involucrados en la formación de nódulos fijadores de nitrógeno en las leguminosas. El primer paso en la organogénesis del nódulo es la “curvatura” de los pelos radicales en torno a las bacterias *Rhizobium*.

La longitud de los pelos radicales y su densidad es controlada por factores ambientales y genéticos. La disponibilidad de fosfato es un factor importante para determinar la abundancia de la raíz: en condiciones de poco fosfato puede aumentar la longitud y el número de pelos radiculares por un factor de tres. La deficiencia de nitrato, potasio y hierro también inducen la abundancia del crecimiento de la raíz. Existen diferencias considerables en el tamaño y abundancia de la raíz entre las diferentes especies y variedades de cultivos, lo que sugiere que la longitud de la raíz y la densidad es control genético. Varios loci de caracteres cuantitativos (QTLs) que controlan la abundancia de raíces ha sido encontrado en *Glycine max* L., *Phaseolus vulgaris* L. y *Zea mays* L. (Figuras 31, 32 y 33).

**Figura 31**

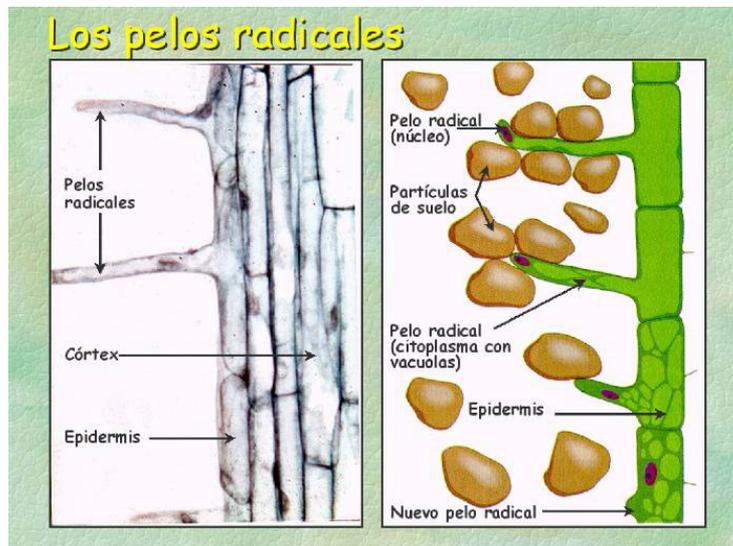
Raíz de *Brachypodium distachyon* mostrando la zona meristemática donde hay división celular, la zona de elongación, donde las células se extienden en un eje longitudinal y la zona de diferenciación, donde desarrollan los pelos radiculares. (escala de la barra 200  $\mu\text{m}$ , microfotografía escaneada a microscopio electrónico).



Nota. Adaptado de (Datta et al., 2011)

**Figura 32**

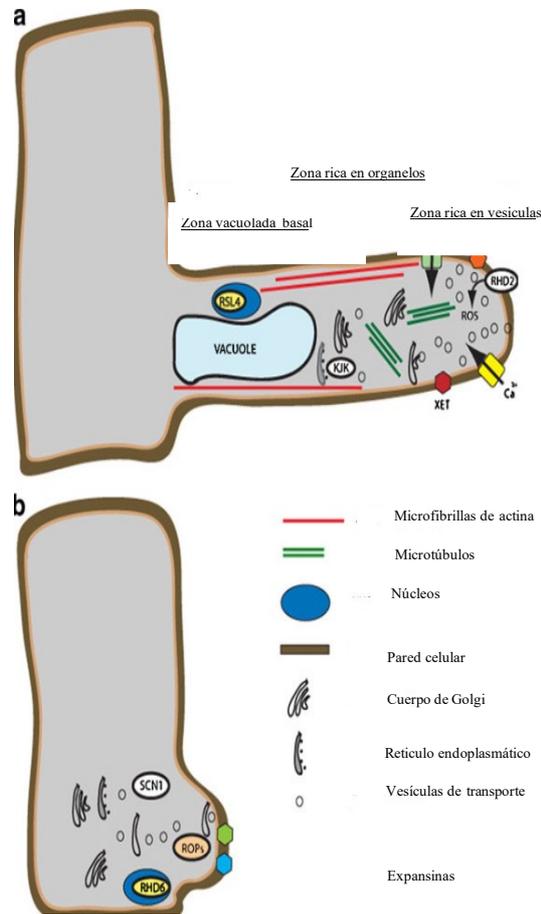
Distribución de los pelos radicales en el suelo.



Nota. Adaptado de ([http://www.euita.upv.es/varios/biologia/temas/tema\\_12.htm](http://www.euita.upv.es/varios/biologia/temas/tema_12.htm))

**Figura 33**

Representación esquemática de algunos factores que regulan la elongación de los pelos radiculares (a) y su iniciación (b) en *Arabidopsis*.



Nota. Adaptado de Datta et al., 2011

**¿Qué factores participan en el movimiento del agua desde las raíces hasta las hojas?**

En el movimiento del agua juegan un papel importante:

- El potencial hídrico.
- Las propiedades físico-químicas del agua que derivan de su estructura celular (propiedad cohesión /tensión).
- El xilema.

### ***¿Qué provoca la diferencia de potenciales entre el suelo, planta y atmósfera?***

La planta representa una vía intermedia en el flujo del agua situada entre los altos potenciales hídricos del suelo y los más bajos de la atmósfera (fuerza motriz). El agua sólo circulará si se mantiene un gradiente de potencial y el motor que colabora con él es la tensión negativa generada por evapotranspiración en los estomas de las hojas.

La diferencia de potenciales a través de suelo, planta y aire hace que se produzcan saltos energéticos favorables. La columna de agua formada al entrar en la raíz es constante. El movimiento de agua se va a localizar en el xilema, que es un conjunto de tubos con diámetros pequeños y más o menos complejos, manifestando sus propiedades de cohesión entre las moléculas y las paredes del haz vascular.

### ***¿Cómo es la absorción del agua por las raíces?***

1. El agua entra con mayor rapidez a través de aquellas regiones de la raíz que ofrecen menos resistencia.
2. El movimiento radial del agua en la raíz tiene lugar a través del apoplasto y del simplasto.

**Apoplasto:** ruta externa al citoplasma vivo, es decir, el continuo de paredes celulares externo a la membrana celular. Representa el 10% del volumen de la raíz y equivale al espacio libre. **Simplasto:** porción viva de la célula.

3. Cuando la transpiración es muy baja, la absorción del agua es una consecuencia de una absorción activa de iones en la raíz la cual origina una presión, la presión radical.
4. Cuando una planta se desarrolla en condiciones de muy baja transpiración, con el sistema radical en un medio bien aireado, húmedo y caluroso, frecuentemente aparecerán gotitas de líquido en los ápices y márgenes de las hojas (**gutación**). Estas gotitas salen a través de los **hidatodos**.

La absorción de agua consiste en su desplazamiento desde el suelo hasta la raíz, y es la primera etapa del flujo hídrico en sistema continuo suelo-planta-atmósfera. En una planta en crecimiento activo, existe una fase de agua líquida que se extiende desde la epidermis de la raíz a las paredes celulares del parénquima foliar.

Se acepta, que el movimiento del agua desde el suelo al aire, a través de toda la planta, se puede explicar sobre la base de la existencia de gradientes de potencial hídrico a lo largo de la vía. Se producirá de modo espontáneo si  $\Psi$  en la raíz es menor que  $\Psi$  suelo.

La atmósfera de los espacios intercelulares del parénquima lagunar del mesófilo foliar está saturada de vapor de agua, mientras que el aire exterior rara vez lo está, por lo que el vapor de agua se mueve desde el interior de la hoja al exterior siguiendo un gradiente de potencial hídrico. Este proceso, denominado **transpiración**, es la fuerza motriz más importante para el movimiento del agua a través de la planta.

### *¿Cuál es la trayectoria del agua en la raíz?*

El sistema radical sirve para sujetar la planta al suelo y, sobre todo, para encontrar las grandes cantidades de agua que la planta requiere. El agua entra en la mayoría de las plantas por las raíces, especialmente por los **pelos radicales**, situados unos milímetros por encima de la caliptra. Estos pelos, largos y delgados poseen una elevada relación superficie/volumen y, pueden introducirse a través de los poros del suelo de muy pequeño diámetro. Los pelos absorbentes incrementan de esta manera la superficie de contacto entre la raíz y el suelo. Desde los pelos radicales, el agua se mueve a través de la corteza, la endodermis (la capa más interna de la corteza) y el periciclo, hasta penetrar en la xilema primaria. Este movimiento estará causado por la diferencia de  $\Psi$  entre la corteza de la raíz y el xilema de su cilindro vascular, y el camino seguido estará determinado por las resistencias que los caminos alternativos pongan a su paso. Hay que distinguir dos caminos alternativos: el **simplasto** (conjunto de protoplastos interconectados mediante plasmodesmos) y el **apoplasto** (conjunto de paredes celulares y espacios intercelulares). En general, se considera que el apoplasto formado principalmente por celulosa y otras sustancias hidrófilas, presenta una menor resistencia al paso de agua que el simplasto, en el que abundan lípidos, sustancias hidrófobas, orgánulos y partículas que aumentan la viscosidad del medio. El camino que siguen el agua y los solutos en la planta puede ser apoplástico o simplástico, o una combinación de ambos. Pero se piensa que el agua discurre en la raíz mayoritariamente por el apoplasto mojando paredes y espacios intercelulares.

### ¿Qué función cumple la endodermis en el ingreso y traslado del agua por la raíz?

La endodermis es la capa más interna de la corteza y se caracteriza porque sus células se disponen de forma compacta no dejando espacios intercelulares y, por la presencia de la banda de Caspary (depósitos de suberina) en sus paredes celulares anticlinales y radiales. Debido a la presencia de la banda de Caspary la vía apoplástica en la endodermis presenta una resistencia muy alta, y el flujo de agua a través de estas paredes es prácticamente nulo. La suberificación de la endodermis bloquea la vía apoplástica, y en este punto el agua es forzada a atravesar las membranas citoplasmáticas y los protoplastos de las células endodérmicas, que representa una resistencia de cierta magnitud, pero mucho menor a la resistencia de las paredes. Una vez superada la endodermis, el agua vuelve a encontrar menor resistencia en la vía apoplástica. Por lo tanto, el flujo de agua hasta el cilindro central se verá influido por la resistencia del simplasto y, de las membranas que deba atravesar, resistencia que puede aumentar si la estructura, la fluidez y funcionalidad de las membranas no son las adecuadas. Debido a que el correcto funcionamiento de las membranas requiere ATP, cualquier factor que afecte negativamente a la respiración (anaerobiosis, bajas temperaturas), afectará al flujo de agua (Figuras 34 y 35).

#### Figura 34

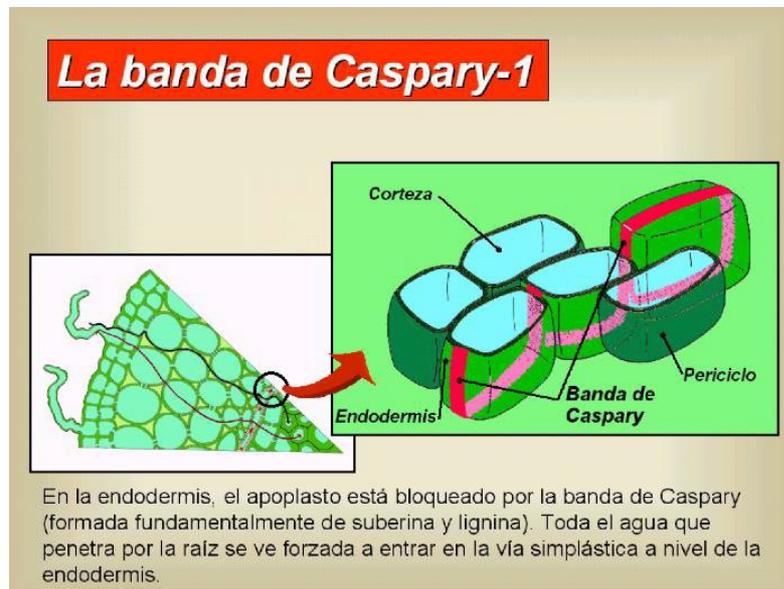
Rutas simplástica y apoplástica.



Nota. Adaptado de ([http://www.cuita.upv.es/varios/biologia/temas/tema\\_12.htm](http://www.cuita.upv.es/varios/biologia/temas/tema_12.htm))

**Figura 35**

*Ubicación de la banda de Caspary.*



*Nota.* Adaptado de (<https://www.facebook.com/agrokrebs/posts/892827047868415>)

### ***¿Qué condiciones debe tener un suelo para que el agua esté disponible para las raíces?***

El agua del suelo disponible para la planta viene determinada por la conductividad hidráulica del suelo, que depende del tipo y características de la matriz que lo forma.

Un suelo saturado de agua tendrá un potencial hídrico  $\Psi \cong 0.00$  MPa, y una capacidad de campo (% de peso de agua) que dependerá de su textura (alrededor de 30% en suelos arenosos y del 70% en suelos arcillosos). A medida que estos suelos se sequen el potencial hídrico del suelo disminuirá, hasta un contenido hídrico en que las plantas se marchitan (porcentaje de marchitez permanente), que corresponde a un  $\cong -1.5$  MPa, aunque varía según las especies (es menor en plantas adaptadas a sequía).

Tradicionalmente se define al agua disponible para la planta como la diferencia entre la capacidad de campo y el porcentaje de marchitez permanente.

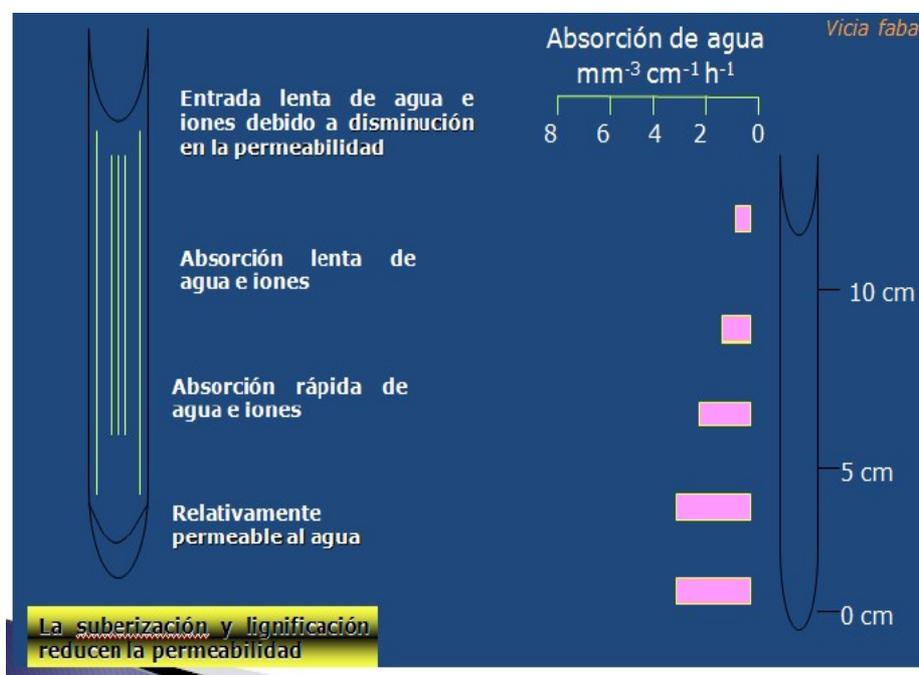
### ¿Cuál es la zona radicular de mayor absorción de agua?

Aunque hay especies capaces de absorber la humedad de la niebla y el rocío, la cantidad de agua foliar incorporada es insignificante comparada con la absorción radicular. Para la entrada de agua por la raíz es necesario el contacto físico entre esta y el suelo. Aunque no son imprescindibles, y no siempre se desarrollan, los pelos radiculares aumentan la superficie de absorción de agua de la raíz y fijan al suelo las raíces jóvenes.

La estructura de la raíz determina la absorción del agua. En el ápice, el sistema vascular no está desarrollado, de forma que el agua no puede ascender y en zonas muy distales del ápice, el grado de suberización y lignificación es tan elevado que el agua encuentra una gran resistencia. Así, la zona de máxima absorción es la inmediata superior a la zona meristemática. El agua entra inicialmente por la epidermis y el córtex de la raíz por vía apoplástica, transmembrana y/o simplástica, atraviesa el córtex hasta llegar a la endodermis, donde el agua transportada por vía apoplástica se encuentra con la banda de Caspari, una banda de células suberizadas que impide el paso de agua, y tiene que entrar dentro de las células para seguir por vía simplástica hasta alcanzar el xilema (Figura 36).

#### Figura 36

*El agua entra con rapidez a través de aquellas regiones de la raíz que ofrecen menos resistencia.*



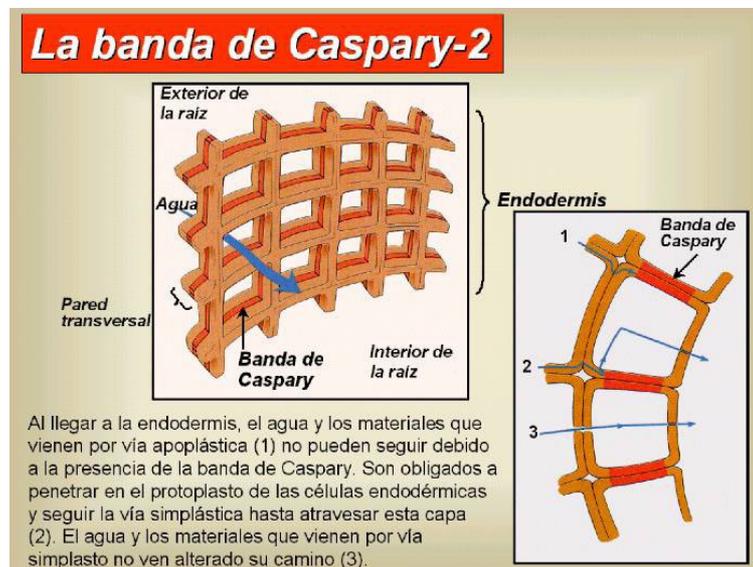
Nota. Adaptado de (<https://slideplayer.es/slide/2753146/>)

**¿Cómo se extiende la fase de agua líquida en una planta de crecimiento activo?**

Se extiende desde la epidermis de la raíz hasta las paredes celulares del parénquima foliar. Generalmente, se acepta que el movimiento del agua desde el suelo al aire, a través de toda la planta. Se puede explicar sobre la base de gradientes de potencial hídrico a lo largo de la vía, siendo la transpiración la fuerza matriz más importante para el movimiento del agua a través de la planta.

**Figura 37**

*Estructura de la banda de Caspary.*



*Nota.* Adaptado de ([http://www.euita.upv.es/varios/biologia/temas/tema\\_12.htm](http://www.euita.upv.es/varios/biologia/temas/tema_12.htm))

**¿Cuál es la ruta del agua al ingresar a las raíces?**

El agua pasa desde la interfase raíz–suelo hacia la epidermis, cruza el cortex radical y sigue a través de la endodermis y el periciclo hacia las células del xilema en la raíz. En regiones adultas de la raíz, las células de la endodermis desarrollan depósitos suberificados que forman la banda de Caspary, la cual limita el movimiento del agua por la ruta apoplástica y es causa de la mayor resistencia al flujo de agua en la raíz. El agua es entonces forzada a pasar a través del simplasto hasta alcanzar las células del periciclo y, posteriormente, las células xilemáticas (Figura 37).

### *¿Qué características presenta el xilema?*

Una vez alcanzado el xilema de la raíz, el agua con iones y moléculas disueltas asciende por los lúmenes de tráqueas y traqueídas, y se distribuye por ramas y hojas hasta las últimas terminaciones de xilema inmersas en el tejido foliar. El xilema es un tejido especialmente adaptado para el transporte ascendente del agua a lo largo de la planta, ya que además de recorrerla en toda su longitud, sus elementos conductores, dispuestos en hileras longitudinales, carecen de protoplasma vivo en su madurez; de esta forma los elementos se convierten en los sucesivos tramos de conductos más o menos continuos por los que el agua circula como en una tubería de una casa. Los elementos conductores que componen el xilema son las **traqueidas**, que poseen punteaduras en sus paredes, y las **tráqueas** o **elementos de los vasos**, que están separados entre sí por perforaciones, los elementos de los vasos se disponen uno detrás de otro formando los vasos. Las punteaduras oponen mayor resistencia al agua que asciende, que las perforaciones de las tráqueas. Por lo que el flujo de agua es mayor en las tráqueas, y aumenta con el diámetro y la longitud de los elementos conductores. Las paredes de tráqueas y traqueidas son superficies que atraen el agua de forma muy efectiva (Figura 38).

### *¿Cómo se explica el transporte del agua en el xilema?*

El transporte de agua en el xilema se produce por flujo masivo. Se analiza con la ecuación de Hagen-Poiseuille, quien demostró que cuando un fluido está sometido a presión en un capilar, el flujo total por conducto o caudal  $q_v$  ( $m^3 s^{-1}$ ) es función de la viscosidad del líquido  $\eta$  (Pa. s) del gradiente de presión hidrostática  $\Delta P$  (Pa), del radio del capilar  $r$  (m), y la longitud del mismo  $l$  (m):

$$q_v = \frac{\pi r^4 \Delta P}{8L \eta}$$

Se puede indicar que el caudal es inversamente proporcional a la resistencia del capilar al flujo (R):

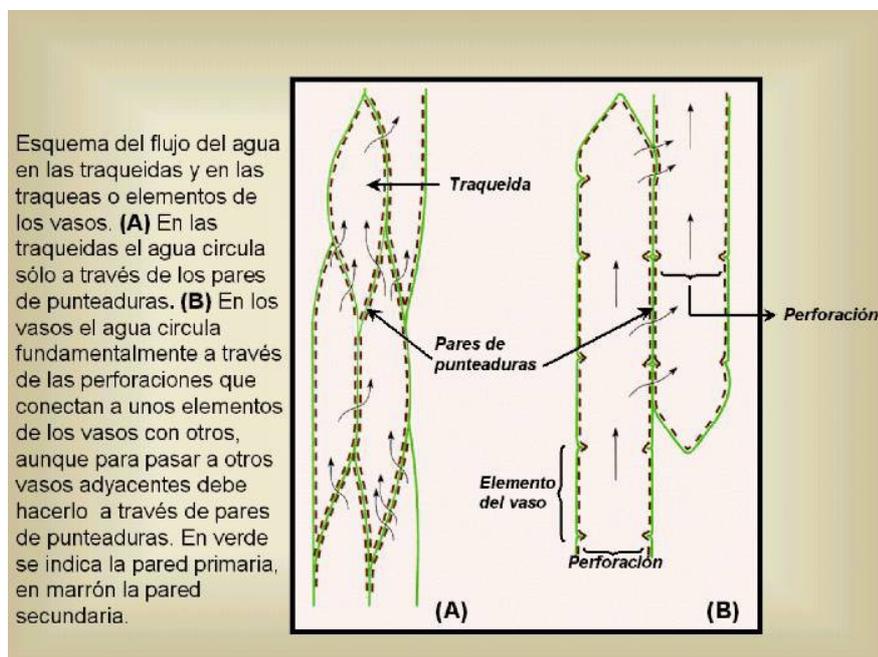
$$R = \Delta P / q_v$$

### ¿Qué demuestra el principio de Bernoulli?

El flujo en masa es un movimiento vectorial y rápido en los ríos; sin embargo, en las plantas implica un movimiento de moléculas a alta velocidad, sobre todo si se considera el cambio en el área de los tubos conductivos. Por ejemplo, si el área conductiva de un vaso del xilema se reduce a la mitad y la presión se mantiene constante, la velocidad del flujo tenderá a incrementarse al doble. Este efecto se denomina principio de Bernoulli.

### Figura 38

Camino que recorre el agua por el interior de las traqueidas y de las tráqueas.



Nota. Adaptado de (<https://conbdebonsai.wordpress.com/2010/12/14/el-xilema/>)

### ¿Cómo es el transporte del agua a largas distancias (xilema)?

Una vez el agua llega al xilema es transportada verticalmente hacia las hojas. Si se corta un tallo de una planta herbácea, es frecuente la exudación de líquido por la superficie de corte, en un fenómeno llamado presión radical.

A veces, en algunas plantas se puede observar, sobre todo en días calurosos gotas de líquido en los márgenes de las hojas (en estructuras llamadas hidatodos). Este fenómeno se

denomina gutación y es provocado por la presión radical. El origen de estas fuerzas está en el transporte de iones desde el parénquima acompañante del xilema al interior del mismo, disminuyendo así su potencial osmótico,  $\Psi_s$ . Aunque una presión radical de 0.1 MPa, que se ha llegado a medir, podría ascender al agua a 10 m, la presión radical no se ha demostrado en todas las especies y es circadiana y estacional. El diferencial de presión hidrostática necesario para transportar agua a una altura de 100 metros es de unos 3MPa, teniendo en cuenta el diferencial de presión debido a la gravedad, por lo que la presión radical no puede explicar esta ascensión del agua en las plantas. Las tráqueas y traqueidas que constituyen el xilema, son células muertas muy adelgazadas, con perforaciones laterales que permiten el contacto entre ellas formando largos capilares que hacen del xilema la vía que ofrece menor resistencia al transporte de agua.

De forma ideal, el flujo de agua a través de los capilares del xilema viene determinado en la ecuación de Poiseuille. Pero no basta un sistema de capilares para lograr ascensos de agua de más de 100 m. y flujos tan elevados como 10-30 (pudiendo llegar a 100) m h<sup>-1</sup>.

### ***¿Cómo es el movimiento del agua en las hojas?***

En las hojas, el sistema vascular se ramifica por todo el limbo, estando toda célula a no más de dos o tres células vecinas de distancia de un elemento xilemático. En ellas, las fibras de celulosa y pectinas de las paredes celulares, que pierden agua por transpiración, ejercen de fuerza de atracción de la que llega vía xilema. Las paredes celulares del mesófilo forman una red de espacios aéreos en contacto con la atmósfera. El agua en forma de vapor en estos espacios difunde mucho más rápido que en estado líquido, por lo que en el mesófilo el movimiento célula-célula es fundamentalmente a través de difusión intracelular.

### ***¿Cómo se origina la presión radical?***

Otra de las consecuencias de la presencia de la endodermis en la raíz es la existencia de la presión radicular, que se genera en el xilema de la raíz y empuja el agua verticalmente hacia arriba. Cuando la transpiración es muy reducida o nula, como ocurre durante la noche, las células de la raíz pueden aún secretar iones dentro del xilema. Dado que los tejidos vasculares en la raíz están rodeados por la endodermis, los iones no tienden a salir del xilema. De esta manera, el aumento de concentración dentro del xilema causa una disminución del  $\Psi$  del mismo, y el agua se desplaza hacia dentro del xilema por ósmosis, desde las células circundantes. Se crea así una presión positiva llamada presión de raíz (presión radicular), que fuerza al agua y a los iones disueltos a subir por el xilema hacia arriba. Las gotas de agua

similares al rocío que aparecen a primeras horas de la mañana, en plantas de pequeño porte ponen de manifiesto la existencia de la presión radicular. Estas gotas no son rocío, sino que proceden del interior de la hoja, este fenómeno lo conocemos con el nombre de gutación (del latín “gutta”, gota); La presión radicular es menos efectiva durante el día, cuando el movimiento de agua a través de la planta es más rápido, debido a la transpiración. Esta presión no es suficiente para llevar el agua hasta la parte más alta de un árbol de gran porte, más aún, algunas plantas como las coníferas no desarrollan presión de raíz. Por lo que su presencia no está generalizada y su intensidad, variable según las especies, suele ser baja.

### ***¿En qué se sustenta la teoría cohesión-tensión?***

A diferencia de los animales, el transporte de agua en las plantas es pasivo, sin consumo de energía, y aunque sería más fácil de explicar en especies de porte pequeño, el sistema de transporte vertical de agua hacia la copa de los árboles es muy controvertido. La teoría más aceptada en la actualidad es la de la tensión-cohesión.

Según esta teoría el diferencial de presión hidrostática entre el agua de las hojas y de la raíz es la fuerza motriz para transportar el agua verticalmente. Los espacios aéreos intercelulares del parénquima del mesófilo foliar está prácticamente al 100% de humedad; el  $\Psi_p$  del agua en el aire, entre 20°C y 90% de humedad relativa, es de -14.2 MPa. Este diferencial de presión es más que suficiente para succionar el agua de la raíz a las hojas, por lo que la atmósfera, siempre menos húmeda, “tirará” del agua (transpiración). La elevada fuerza de cohesión de agua hace que ésta se comporte como una columna homogénea. Esta fuerte succión puede producir roturas de la columna de agua y producir “cavitaciones” o “embolias” (burbujas de aire). La estructura de las tráqueas y traqueidas dificulta la formación de las cavitaciones. El aumento de la presión radicular, al disminuir la transpiración, podría ayudar a expulsar el aire y eliminar algunas de las embolias.

Para poder entender el origen de la tensión que se genera en el xilema, es preciso tener en cuenta que desde las últimas terminaciones xilemáticas de las hojas, el agua sigue su camino hacia el exterior, a través del parénquima hasta alcanzar las paredes celulares que limitan los espacios intercelulares del mesófilo, para entonces evaporarse y entrar en la fase de transpiración.

A medida que el agua se evapora, disminuye el  $\Psi$  de las paredes evaporantes, estableciéndose así una diferencia de potencial hídrico entre estas paredes y las que se sitúan un poco por detrás en el camino descrito, lo que genera un desplazamiento del agua hacia las superficies evaporantes, y la caída del  $\Psi$  se transmite al mesófilo y luego a las terminaciones del xilema foliar. A favor de este gradiente de  $\Psi$ , el agua sale del interior de los elementos

xilemáticos, generando en ellos una presión negativa o tensión que, se transmite a lo largo del xilema, provocando el ascenso de la columna de agua, y provocando la caída del  $\Psi$  en el xilema de la raíz. Es así como, mientras haya transpiración el  $\Psi$  de la raíz se mantendrá más bajo que en el suelo y la absorción de agua se producirá espontáneamente. Además, es físicamente imprescindible que la columna de agua se mantenga continua, para que la tensión del xilema se transmita hasta la raíz. La columna de agua se mantiene unida gracias a las potentes fuerzas de cohesión que atraen entre sí a las moléculas de agua.

Por otra parte, las fuerzas de adhesión de las moléculas de agua a las paredes de las traqueidas y los vasos son tan importantes, como la cohesión y la tensión, para el ascenso del agua. Debido a que el ascenso del agua en la planta, fundamentalmente, se explica sobre la base de la tensión que se genera en el xilema, y a las fuerzas de cohesión y adhesión de las moléculas de agua, el modelo adoptado se conoce como mecanismo de la cohesión-adhesión-tensión (Figura 39).

### ***¿Las columnas de agua en el xilema se pueden romper?***

A pesar de las fuerzas de cohesión de las moléculas de agua, las columnas de agua se pueden romper (cavitar), esto es debido a que los gases disueltos en el agua, bajo tensiones extremas tienden a escapar formando burbujas

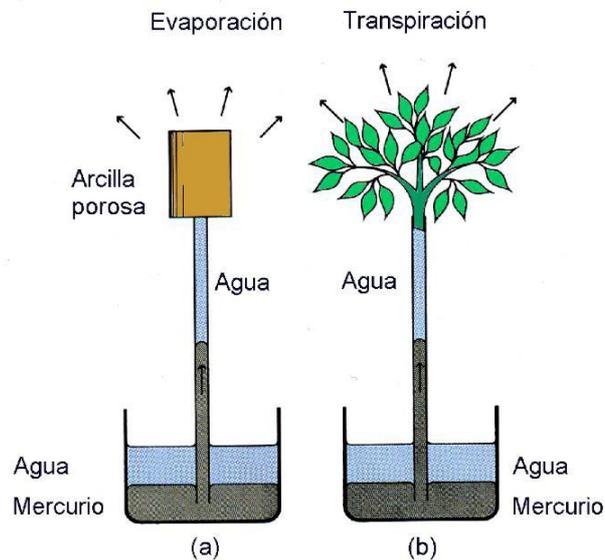
Las burbujas pueden interrumpir la columna líquida y bloquear la conducción (embolia). El agua del vaso bloqueado puede moverse entonces lateralmente hacia otro vaso contiguo y continuar así su camino. Los gases de la burbuja pueden redisolverse si aumenta la presión en el xilema, bien por disminución de la tensión, bien por presión radical (durante la noche).

Causas:

- Déficit hídrico asociado a altas tasas de transpiración y altas tensiones xilemáticas.
- La congelación del xilema en invierno y su descongelación posterior puede producir burbujas.
- La acción de patógenos (*Ceratocystis ulmi*).

**Figura 39**

*A: Modelo simplificado que demuestra la teoría de la cohesión-adhesión-tensión. B: La transpiración por las hojas es suficiente para crear una presión negativa.*



*Nota.* Adaptado de(<https://es-la.facebook.com/agrofitoymas/photos/la-transpiraci%C3%B3nel-ascenso-del-agua-en-la-planta-el-mecanismo-de-la-cohesi%C3%B3n-adhe/1844657565636677/>)

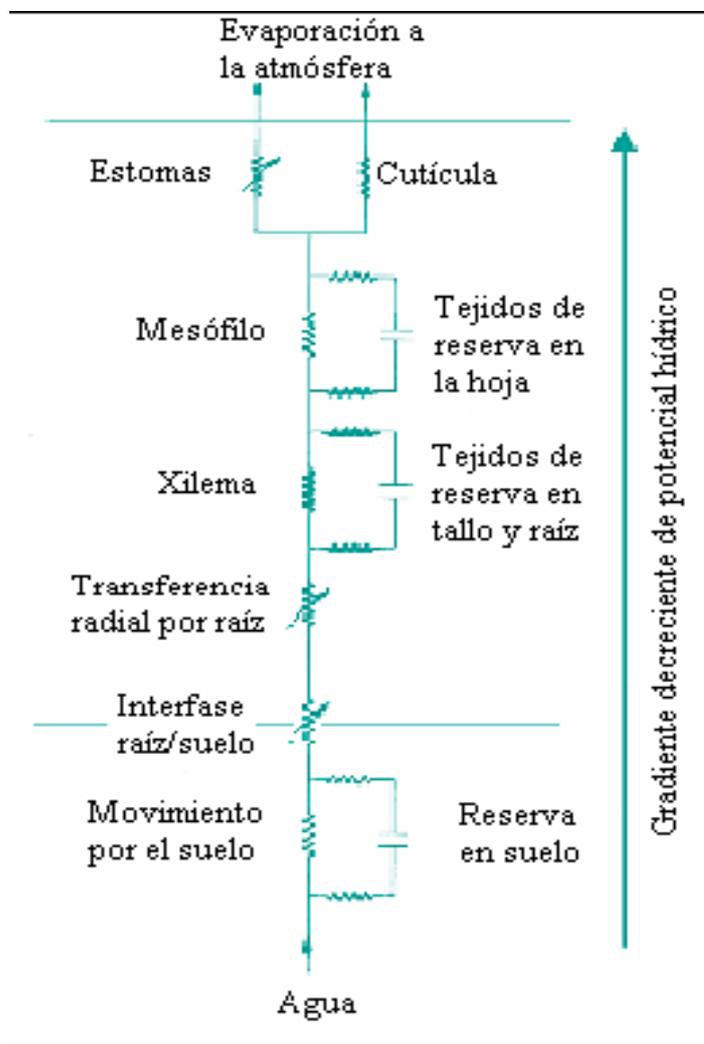
### ***¿De qué depende la captación de agua y nutrientes del suelo por las raíces de las plantas?***

La captación de agua y nutrientes del suelo por las raíces de las plantas depende de la demanda del cultivo, habilidad de captación por unidad de longitud de raíz, distribución de las raíces, distribución del agua y los nutrientes en el suelo, y la conductividad del suelo. Si todas las raíces están uniformemente distribuidas (no interconectadas) en el suelo, el radio de los cilindros del suelo (cm) alrededor de una simple raíz está dada por  $b = (\pi L)^{-0.5}$ , donde  $L$  (cm de raíz /cm<sup>3</sup> del suelo) es la densidad de la longitud de la raíz. Una “b” reducida (distancia media promedio entre raíces) usualmente indica alta accesibilidad del agua y los nutrientes. Si las raíces no están uniformemente distribuidas, por ejemplo, agrupadas en la estructura del suelo, la fuente de accesibilidad y el sistema de eficiencia de las raíces para capturar las fuentes puede ser muy bajo. Además, las raíces de diferentes edades pueden tener diferentes eficiencias para captar el agua.

La profundidad de la raíz, (profundidad a la cual la raíz extrae el agua), o extracción de las profundidades (profundidad del suelo repleto del agua), y densidad de longitud de las raíces (longitud de raíz por unidad de volumen de suelo) son las propiedades simuladas, las cuales son usadas, junto con la demanda de agua por la planta, habilidad de captación y el contenido de agua y nutrientes en el suelo, para estimar la extracción de agua y nutrientes del suelo (Figura 40).

**Figura 40**

*La planta como una vía de paso de agua desde el suelo (alto potencial hídrico) a la atmósfera (bajo potencial hídrico). Modelo de resistencias.*



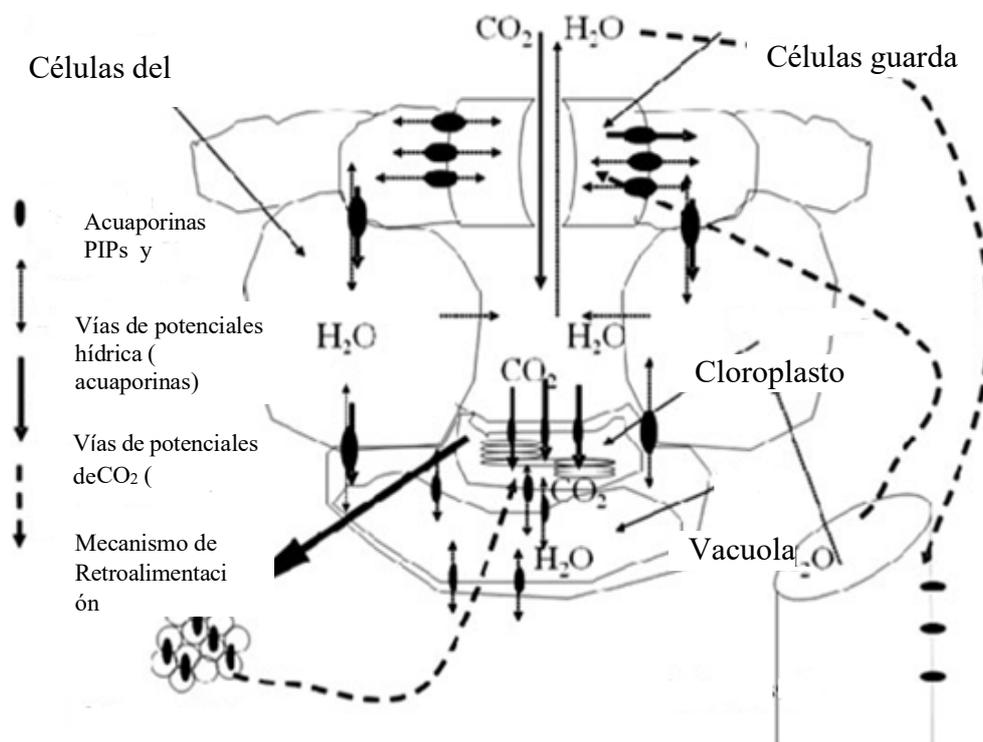
Nota. Adaptado de (file:///C:/Users/JULIO/Downloads/Cap16-BasesFuncionalesManejoAguaCultivos.pdf)

### ¿Intervienen las acuaporinas en la absorción de CO<sub>2</sub>?

Por regla general, la presencia de acuaporinas en las membranas es necesaria cuando altas tasas se transporta a través de las membranas p.e. cuando una baja resistencia es necesaria, por ejemplo, durante la captación de agua por las raíces, el transporte del agua para la elongación celular, movimiento estomático, movimiento de las hojas- nictinastia- o durante algunos procesos de floración y fertilización. Basado en esto, algunas acuaporinas pueden conducir CO<sub>2</sub>. Esta característica es relevante por la conductancia del CO<sub>2</sub> y la fotosíntesis en el mesófilo de la hoja (Figura 41).

#### Figura 41

Vías del agua y CO<sub>2</sub> en las hojas y la localización de las acuaporinas. Las elipses negras indica la ubicación de las acuaporinas, las cuales están presentes en la membrana plasmática (proteínas intrínsecas de la membrana plasmática, PIPs) y vacuolas (proteínas intrínsecas del tonoplasto, TIPs) de las células del mesófilo, células guardas, células adyacentes a los vasos del xilema, elementos filtrados en el floema y al interior de la membrana del cloroplasto. Las líneas punteadas indican mecanismos de retroalimentación de la transpiración, de las acuaporinas y la conductividad y de la cavitación inducida por cierre hidráulico de los estomas.



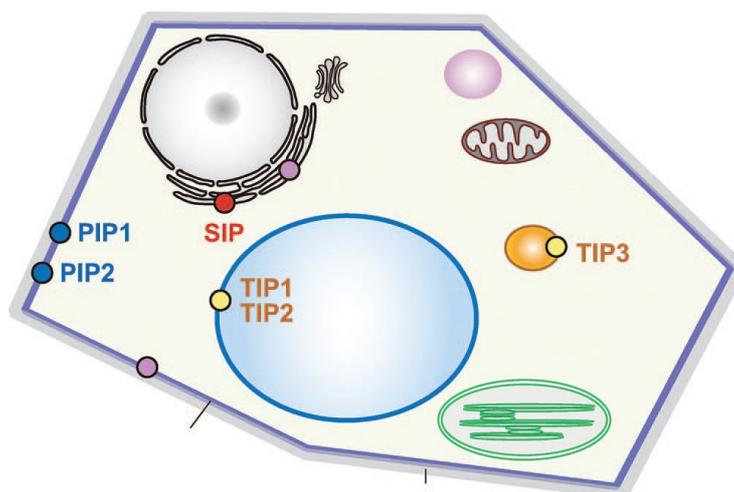
Nota. Adaptado de (Kaldenhoff y et al., 2008)

### ¿Cuál es la composición química de las aquaporinas?

Las aquaporinas pertenecen a la familia de las proteínas intrínsecas (MIPs, sus siglas en inglés, 24 a 30 kDa) y son conocidas por su habilidad de facilitar el flujo del agua. La actividad en los canales de agua de la membrana plasmática intervienen las proteínas intrínsecas de la membrana plasmática (PIPs, siglas en inglés) y en el tonoplasto, las proteínas intrínsecas del tonoplasto (TIPs, siglas en inglés) (Figura 42).

#### Figura 42

Localización de las aquaporinas en varias membranas de los organelos. Las PIPs son localizadas en la membrana plasmática, las TIPs en la membrana vacuolar, las SIPs en la membrana del RE y las NIPs en la membrana plasmática y RE. Además varias pequeñas moléculas son reportadas como transportadoras de sustratos, así PIPs se relaciona con  $\text{CO}_2$  y urea; TIPs con úrea, amonio, glicerol, y peróxido de hidrógeno. Las NIPs transportan amonio, úrea, glicerol, boro, sílice, lactato y arseniato.



Nota.

Adaptado

de

([https://www.revistaciencia.amc.edu.mx/images/revista/63\\_1/PDF/09\\_671\\_Acuaporinas.pdf](https://www.revistaciencia.amc.edu.mx/images/revista/63_1/PDF/09_671_Acuaporinas.pdf))

### ¿Cómo son las relaciones hídricas en plantas enfermas?

Marchitez, desecación, aspecto de tejido macerado, etc., son ejemplos de síntomas visibles, característicos de plantas cuyas relaciones hídricas están alteradas como consecuencia de la infección por diversos patógenos. Sin embargo, el estudio de la fisiología de la planta enferma muestra que, en muchos casos, en ausencia de síntomas visibles, la alteración en las relaciones hídricas afecta seriamente al crecimiento y desarrollo.

El estudio de las relaciones hídricas en la planta enferma conlleva una problemática particular debido a. una desigual distribución del patógeno y de sus efectos en la planta; dificultad en diferenciar el metabolismo del patógeno del de la planta en el sitio de infección; alteraciones en la permeabilidad celular; alteraciones en la integridad de la cutícula y epidermis; modificación de las relaciones fuente-sumidero; deficiencias, necrosis, abscisión; etc.

Después de la infección, las alteraciones en la conductividad hidráulica de la raíz pueden deberse a:

- Alteración en la permeabilidad de las células radicales.
- Pudrición radical.
- Reducción en el crecimiento de la raíz y suberización de la endodermis.
- Hiperplasia e hipertrofia del tejido radical.

Muchos patógenos que infectan raíces, pero no matan rápidamente al huésped, se diseminan a través del sistema vascular hacia el interior del tallo. Los vasos afectados pueden resultar ocluidos por el propio patógeno o sus metabolitos; a su vez, la planta, en respuesta a la invasión puede reducir el flujo de agua a causa del colapso de los vasos, desarrollo de tilosas, producción de gomas y mucílagos, así como liberación de compuestos de alto peso molecular, resultantes de la acción enzimática. Además, se puede producir disminución de la tensión del agua en sus vasos debido a alteraciones inducidas por el patógeno a nivel de la transpiración (cavitación, embolismo). Además, puede causar alteraciones en la transpiración e intercambio gaseoso, como la ruptura de la cutícula, alteración en el comportamiento estomático, debido a sustancias producidas por el patógeno (enzimas, toxinas) o por el huésped (fitoalexinas).

### ***¿A qué se denominan plantas hidroestables?***

Plantas hidroestables. son aquellas que mantienen un contenido hídrico favorable, variando muy poco su balance hídrico durante el día. Pertenecen a este grupo especies acuáticas, suculentas, plantas de sombra (esciófitas o esciófilas), algunas gramíneas y árboles de regiones húmedas.

***¿Qué caracteriza a las plantas hidrolábiles?***

Las plantas hidrolábiles toleran la pérdida de grandes cantidades de agua con el consiguiente aumento en la concentración del jugo celular. Muchas especies herbáceas de hábitats soleados (heliófitas o heliófilas, gramíneas esteparias, así como muchas leñosas son hidrolábiles).

***¿En qué circunstancias se presenta el ajuste osmótico?***

En condiciones de sequía, disminuye considerablemente el potencial hídrico de la planta y puede presentarse ajuste osmótico. También disminuye el potencial osmótico, bien mediante la acumulación de iones inorgánicos, o bien mediante un aumento en los niveles de solutos orgánicos, así se impide la pérdida de turgencia de la raíz (osmoregulación).

# Resumen

## MECANISMO DE TRASLADO DE AGUA EN LAS PLANTAS

### 1 Características

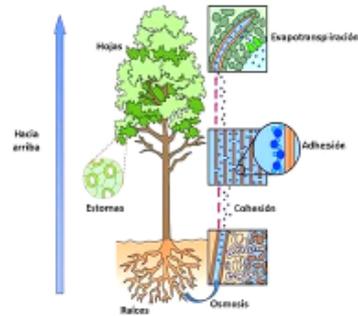
En las plantas terrestres, producto de su adaptación a este medio han desarrollado sistemas que permitan transportar el fluido más importante para su supervivencia: el agua.

Los conductos por excelencia en el transporte de agua son el xilema.

La presión radicular (raíces) es el primer elemento que contribuye al ascenso de agua.

El segundo elemento es la capilarización característica de los vasos del xilema.

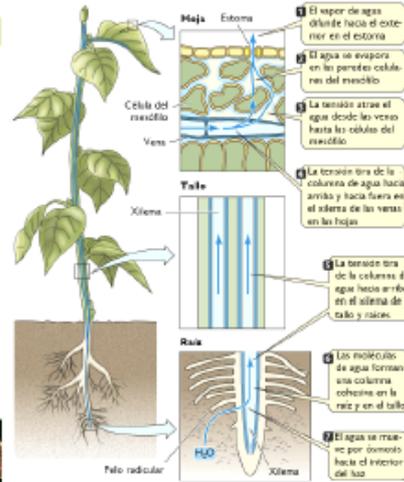
La teoría de tensión-cohesión explica la formación de una columna de agua desde la raíz hasta las hojas.



### 2 Tejidos implicados en el transporte

#### El Xilema

Presenta células especializadas que participan en el transporte de agua:

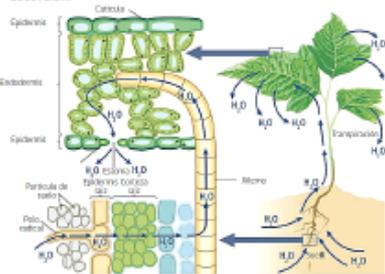


**Importante** El transporte en el xilema es unidireccional (sólo de forma ascendente)

### 3 Órganos implicados en el transporte

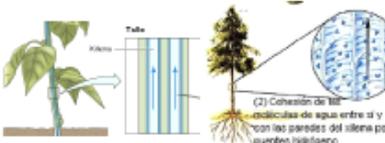
#### La raíz

Los tejidos de la raíz se encuentran implicados en la absorción de agua. Los pelos radicales son importantes en la absorción.



#### El tallo

La disposición del xilema juntamente con el floema (haces vasculares) es variable según los grupos de plantas. El xilema cumple la función conductora del agua.

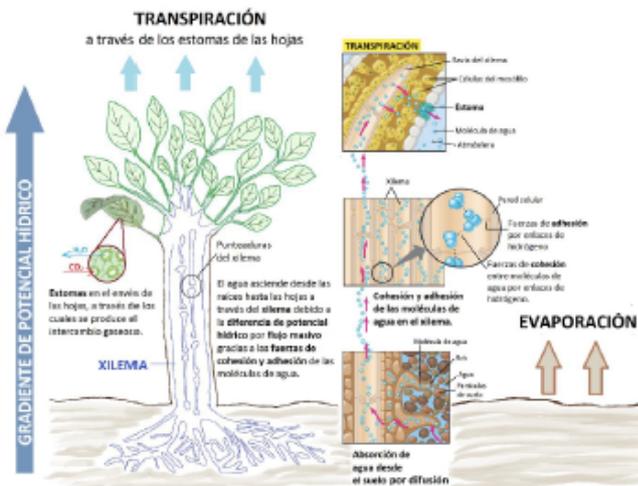


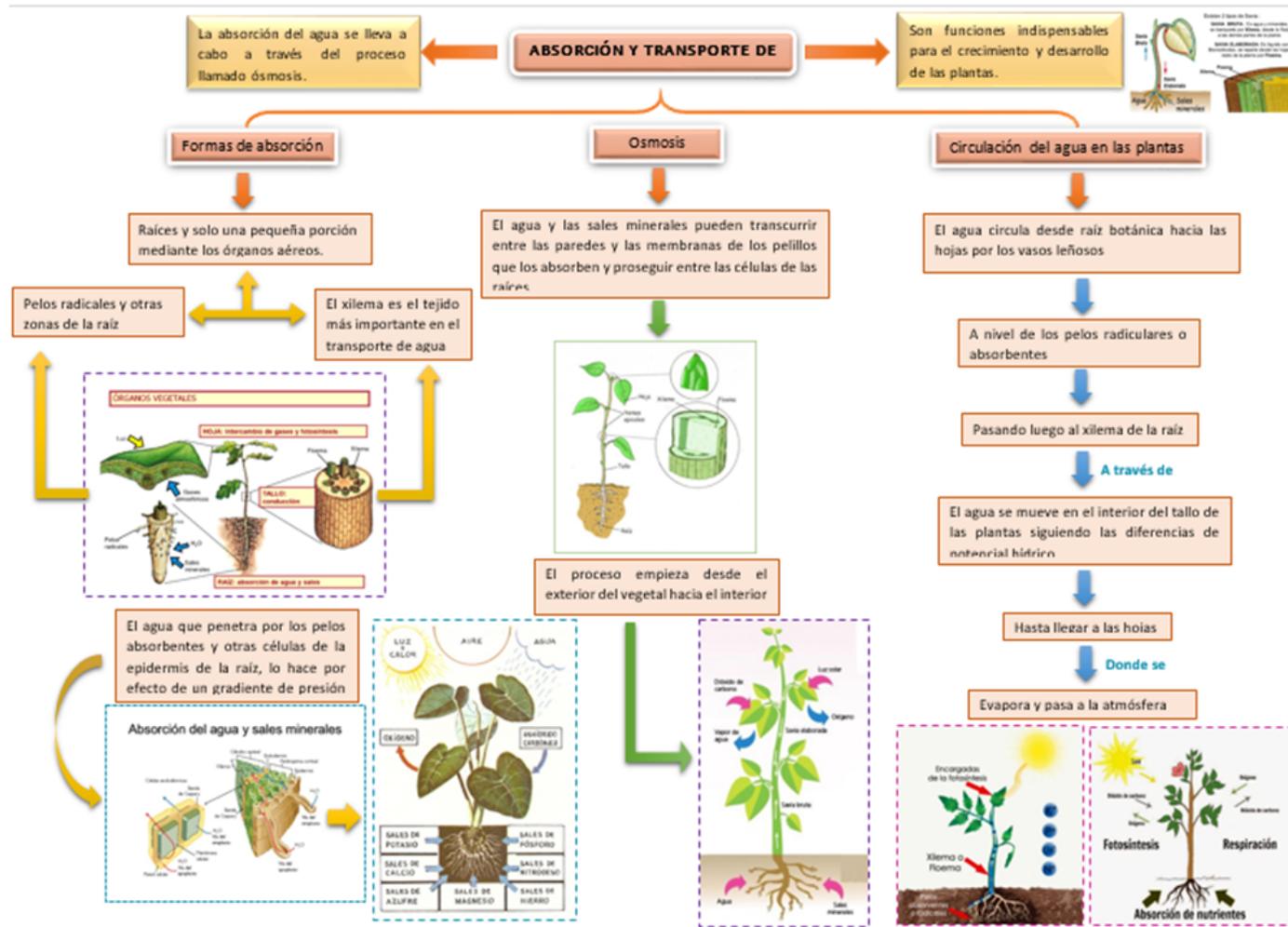
### 4 Transporte de agua

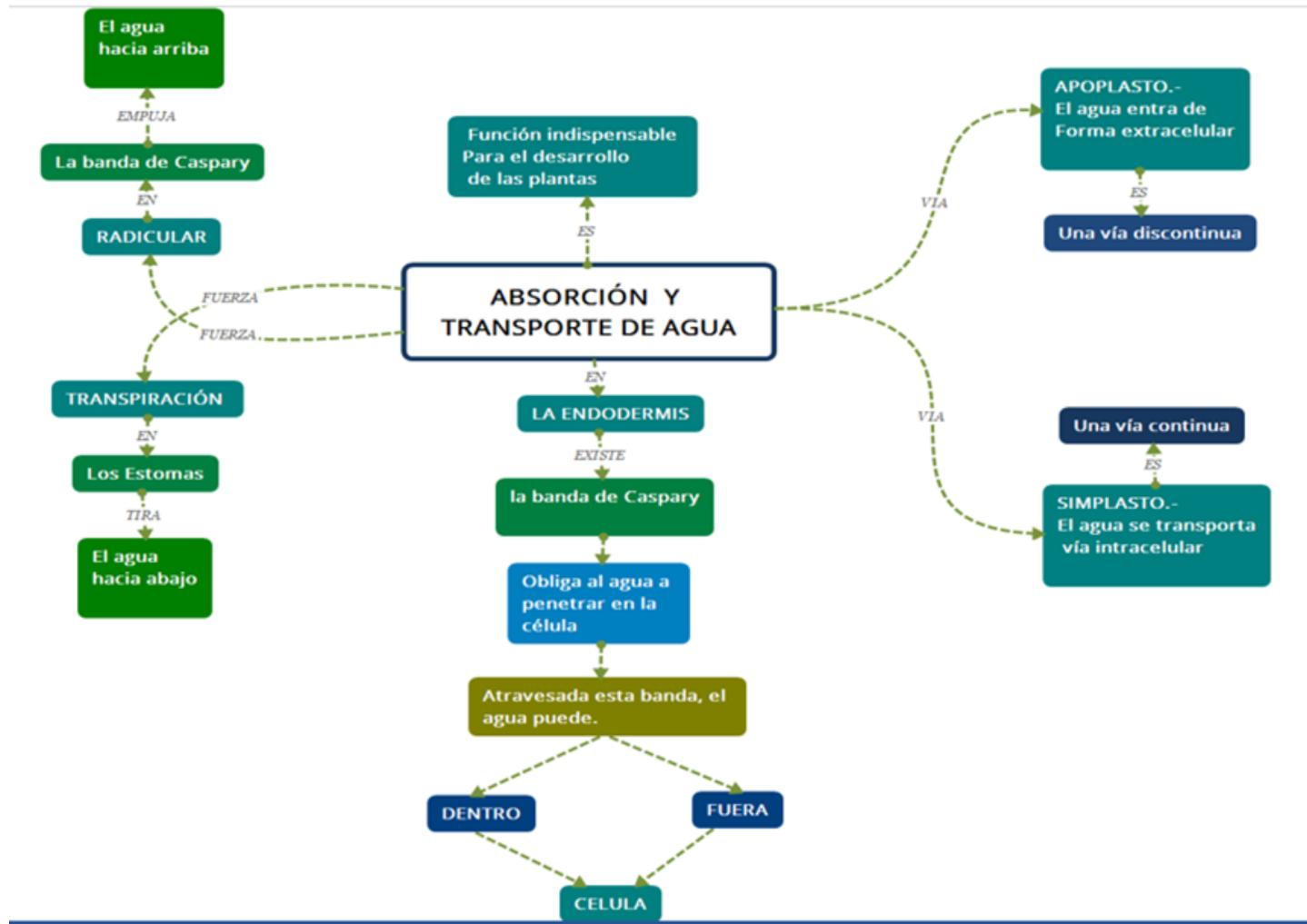
El agua asciende desde las raíces hacia las hojas siguiendo un gradiente de potencial hídrico. En este proceso intervendrá tanto el transporte por flujo masivo, que permitirá el ascenso del agua a través del xilema, como la difusión, presente en el transporte del agua entre células y en la absorción de agua por las raíces.

El proceso de transporte por flujo masivo, en el que es fundamental las fuerzas de adhesión y cohesión que establecen las moléculas de agua con la pared del xilema y entre ellas respectivamente, gracias a la capacidad de formar enlaces de hidrógeno.

Con la apertura estomática tendrá lugar el intercambio gaseoso, liberándose vapor de agua hacia la atmósfera, este proceso se conoce como transpiración.







## Referencias

- Angella G., Frias C., y Salgado, R. (2016). *Conceptos básicos de las relaciones agua-suelo-planta*. INTA Ediciones No 93. file:///C:/Users/JULIO/Downloads/AngellaFrasSalgado.Conceptos\_basicos\_de\_las\_relaciones\_agua\_suelo\_planta.pdf
- Bidwell, R.G.S. (1993). *Fisiología vegetal*. (1ra. ed. español). AGT editor. <https://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/fisiologiavegetalbidwell.pdf>
- Bonadeo E., y Cantero, A. (2017). *El funcionamiento del sistema suelo-planta: apoyo al estudio de casos*. 1a ed. UniRío Editora <http://www.unirioeditora.com.ar/wp-content/uploads/2018/08/978-987-688-230-9.pdf>
- Cátedra de Fisiología Vegetal, FAUBA. (2004). *Las plantas y el agua*. CEABA <https://www.agro.uba.ar/users/batista/EE/papers/agua.pdf>
- Coudert Y., Périn C., Courtois B., Khong N., y Gantet, P. (2010). Genetic control of root development in rice, the model cereal. *Trends in Plant Science*, 15(4), 219-226.
- Datta, S. N. (2011). Culture of *Azolla* and its efficacy in diet of *Labeo rohita*. *Aquaculture*, 310 (3/4), 376-379. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.11.008>
- Maurel C., Simonneau T., Sutka M. (2010). The significance of roots as hydraulic rheostats. *Journal of Experimental Botany*, 61(12), 3191–3198
- Megías M., Molist P., y Pombal, M. (2018). *Órganos vegetales: raíz*. *Atlas de histología animal y vegetal*. Universidad de Vigo. <https://mmegias.webs.uvigo.es/descargas/o-v-raiz.pdf>
- Rodríguez-Pérez, L. (2006). Implicaciones fisiológicas de la osmorregulación en plantas *Agronomía Colombiana*, 24(1), 28-37.
- Sánchez I., Esquivel G., López A., Inzunza M., y Catalán, E. (2011). Balance hídrico como fundamento para toma de decisiones en agricultura de temporal. *Agrofax*, 11(1), 55-63.
- Scagel, C. (s.f.) *Desarrollo y función de la raíz*. *El origen de todo lo que es verde*. <https://www.ars.usda.gov/ARUserFiles/4947/Presentations/RootGrowthFunctionScageIFW06ESP.pdf>
- Squeo, F. (2003). *Manual del curso relación suelo-agua-planta (SAP) para Ingeniería Agronómica*. Serie: Textos Universitarios. [http://www.biouls.cl/public\\_php/docencia/ing\\_agronomica/sap/SAP\\_manual\\_2003\\_parte\\_1.pdf](http://www.biouls.cl/public_php/docencia/ing_agronomica/sap/SAP_manual_2003_parte_1.pdf)
- Wang, E., y Smith, C. (2004). Modelling the growth and water uptake function of plant root systems: a review. *Australian Journal of Agricultural Research*, 55, 501-523.
- Wu, H., Jaeger, M., Wang, M., Li, B., y Zhang, B. (2011). Three-dimensional distribution of vessels, passage cells and lateral roots along the root axis of winter wheat (*Triticum aestivum*). *Annals of Botany*, 107, 843–853.

# 4

## Transpiración



## 4

# Transpiración

### *¿Cómo se define el proceso de transpiración?*

Se considera a la transpiración el proceso por el cual la mayor parte del agua absorbida por la planta es perdida por esta en estado de vapor, principalmente por los estomas de las hojas.

### *¿Qué tipos de transpiración existen?*

La transpiración se produce en las partes aéreas de las plantas tanto en hojas como en tallos y se distinguen 3 tipos:

- a. Transpiración estomática.
- b. Transpiración cuticular.
- c. Transpiración lenticular.

Los 2 primeros tipos son propios de las hojas y los dos últimos se presentan en los tallos.

### *¿Cómo es la transpiración por la cutícula?*

Implica la difusión directa de vapor a través de la cutícula. Puede ser de 1 a 10% de la transpiración total. La cutícula es una capa formada por cutina, que recubre la superficie de las hojas, lo cual impide o frena la pérdida de agua como vapor. La importancia de la transpiración cuticular varía mucho según la clase, edad de la planta y condiciones ambientales.

- *Según la clase de planta:* estas pueden ser de sol que presentan cutícula más gruesa o de sombra que presentan cutícula menos gruesa.

- *Según la edad:* en hojas jóvenes representa más del 50% del total (hojas poco cerosas), mientras que en hojas adultas representa menos del 10% (hojas muy cerosas).
- *Según las condiciones ambientales:* en el que se desarrolla la planta, esta puede ser de clima seco en cuyo caso las plantas presentan cutícula más gruesa o de clima húmedo en el que las plantas presentan cutícula menos gruesa.

El grosor de la cutícula determina por lo tanto, una mayor o menor transpiración.

### ***¿Qué caracteriza la transpiración lenticular?***

- Se da a través de las lenticelas, que son pequeñas aberturas existentes en el tejido suberoso que recubre los tallos y ramitas.
- Representa el 0.1% de la transpiración total en las plantas que la presentan.
- La transpiración lenticular puede provocar cierta desecación en los árboles que pierden sus hojas a principios de invierno.

### ***¿Por qué la transpiración se relaciona con la fotosíntesis?***

La transpiración está íntimamente relacionada con una función de importancia para el crecimiento de las plantas, la fotosíntesis. La absorción de dióxido de carbono para la fotosíntesis y la pérdida de agua por transpiración están inseparablemente enlazadas en la vida de las plantas verdes, y todas las condiciones que favorecen la transpiración favorecen la fotosíntesis.

### ***¿Cuántas etapas incluye el proceso de transpiración?***

El proceso de transpiración incluye dos etapas. La evaporación del agua (mayoritariamente desde las paredes de la célula del mesófilo a los espacios aéreos de este), y la difusión del vapor de agua desde los espacios aéreos del interior de la planta hasta el exterior.

### ***¿Cómo se reparte el agua absorbida por la planta?***

En el balance hídrico de la planta, solo una parte del agua absorbida es retenida para contribuir, principalmente como medio dispersante y al crecimiento de las partes jóvenes de la planta. Otra porción del agua absorbida es destruida, principalmente en la fotosíntesis. Una cantidad de agua se forma en los procesos respiratorios, pero, globalmente consideradas, las pérdidas de formaciones de agua en los procesos metabólicos son insignificantes en el balance hídrico de la planta. Incluso el agua retenida y no transformada químicamente tiene, en general, un valor relativo muy pequeño en el balance hídrico.

### ***¿Cuál es la magnitud del proceso de transpiración?***

La magnitud de la transpiración varía mucho de unas plantas a otras, frente a los 2 o 3 Kg de agua que pierde una planta de maíz en un día; un cactus grande puede perder en ese mismo periodo solo 25 g. Esta gran variación sugiere que las plantas deben usar diversos métodos para controlar la transpiración.

La cantidad de agua que pierde una planta por cada gramo de materia seca producida es una medida de las eficacias relativas de transpiración y fotosíntesis. Su valor, que depende de la planta y de las condiciones ambientales, nunca es inferior a 100, aún en plantas de gran eficacia fotosintética y adaptadas a ambiente secos. En otras plantas puede alcanzar valores próximos a 1 000. Para la mayoría de las plantas cultivadas, la relación agua perdida/materia seca formada oscila entre 300 y 600.

Como valor típico medio diurno, una planta pierde por transpiración entre 0,5 y 1 gramo de agua por hora y dm<sup>2</sup> de superficie foliar. Es decir, en una hora puede perder una hoja entre el 25% y el 50% de su propia masa. En ciertas condiciones, ese porcentaje puede superar el 100%. Naturalmente, el agua que la hoja pierde por transpiración es repuesta rápidamente a través de la corriente que asciende por el xilema.

### ***¿Por qué el agua de las plantas tiende a pasar a la atmósfera?***

Teniendo en cuenta que en las hojas el valor normal de  $\Psi$  oscila entre -2 y -15 bares y que la humedad relativa atmosférica, aun con lluvia intensa, raramente sobre pasa el 95% (que corresponde a un valor de  $\Psi$  de -68 bares), se comprende que prácticamente siempre el agua(vapor) de las plantas tiende a pasar a la atmósfera, y así ocurrirá rápidamente a menos que la planta oponga resistencias que hagan más lento el proceso (Figura 43).

Como ya se ha visto, el movimiento del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera obedece a diferencias de potencial. Es decir.

$$\Psi_{\text{suelo}} > \Psi_{\text{planta}} > \Psi_{\text{atmósfera}}$$

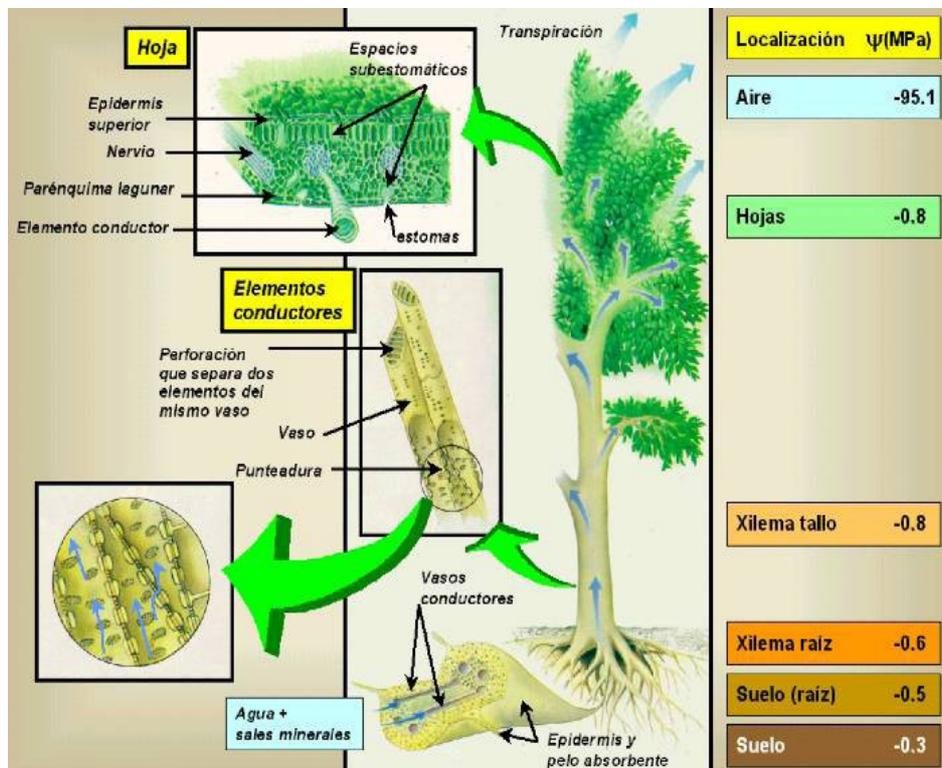
Considerando por separado los distintos tramos dentro de la planta el gradiente de potencial hídrico será:

$\Psi_{\text{suelo}} >$	$\Psi_{\text{xilema raíz}} >$	$\Psi_{\text{xilema tallo}} >$	$\Psi_{\text{hoja}} >$	$\Psi_{\text{atmósfera}}$
-0,5 MPa	-0,6 MPa	-0,8 MPa	-0.8 MPa	-95 MPa

Como puede verse la mayor diferencia de  $\Psi$  corresponde al último tramo, es decir, al paso del agua de la hoja a la atmósfera (Figura 44).

**Figura 43**

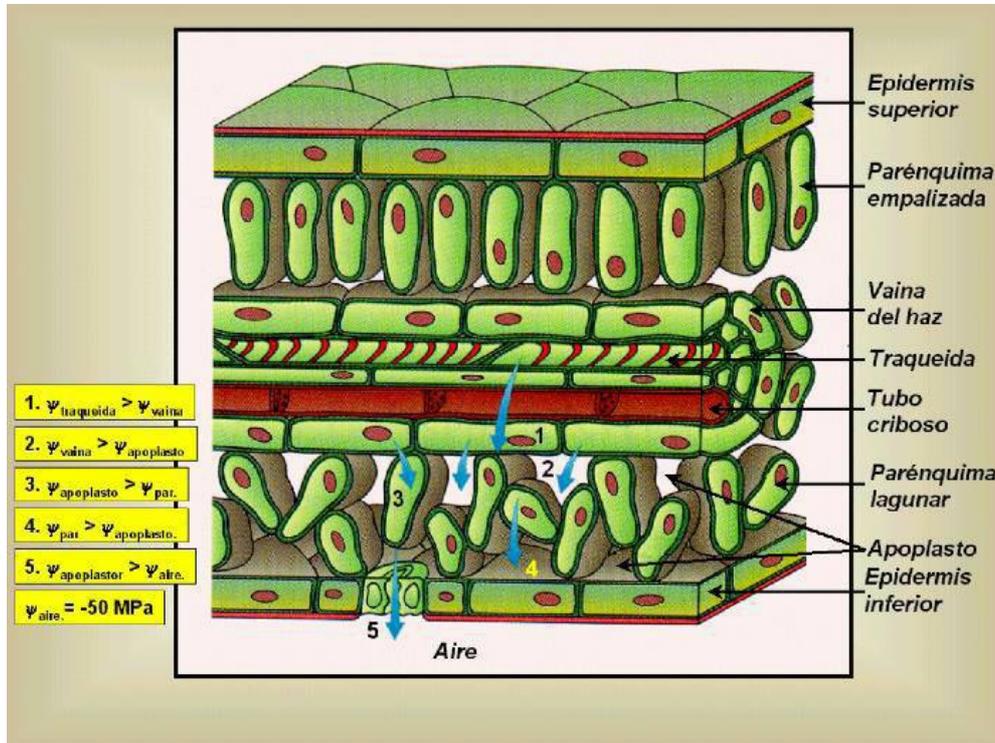
Representación del potencial hídrico en los diferentes puntos en el camino seguido por el agua desde el suelo a la atmósfera a través de la planta.



Nota. Adaptado de (<http://morfo-fisio-vegetal.yolasite.com/resources/Transpiraci%C3%B3n.pdf>)

**Figura 44**

Representación del potencial hídrico en los diferentes puntos en el camino seguido por el agua desde el xilema a la atmósfera a través del mesófilo de la hoja.



Nota. Adaptado de ([http://www.euita.upv.es/varios/biologia/temas/tema\\_12.htm](http://www.euita.upv.es/varios/biologia/temas/tema_12.htm))

### ¿Cuáles son las características distintivas de las células oclusivas?

Las células oclusivas presentan una pared excepcionalmente engrosada en determinadas regiones que varían de unas plantas a otras.

También, a diferencia del resto de células epidérmicas, presentan cloroplastos.

Pueden contener granos de almidón, muy abundantes con estomas cerrados que con estomas abiertos.

Acumulan grandes cantidades del catión potasio, especialmente cuando los estomas están abiertos.

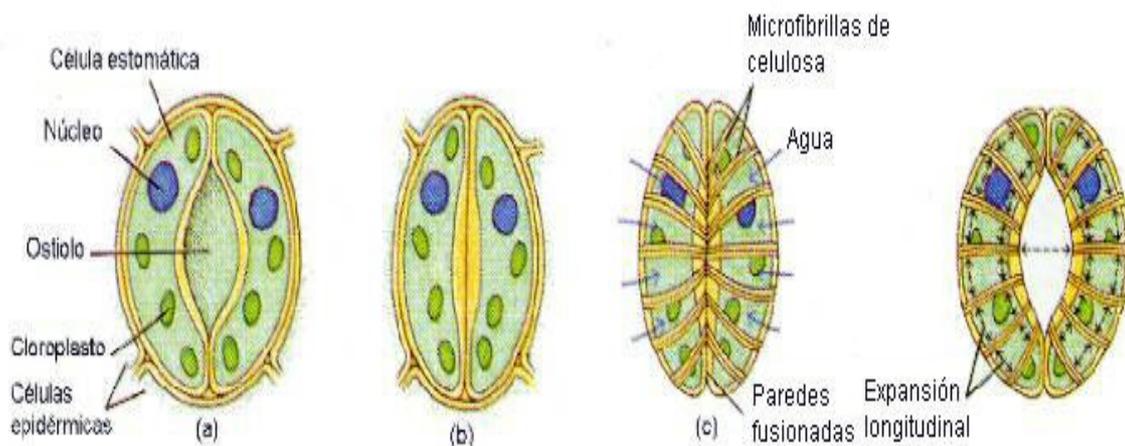
Tienen un muy bajo potencial osmótico, entre -50 y -100 bares, especialmente con estomas abiertos (el bajo potencial osmótico está compensado en parte con un elevado potencial de presión, dando unos valores de potencial hídrico semejantes a los de otras células próximas).

Toman o pierden agua, con lo que aumentan o disminuye de volumen y, respectivamente, se abre o se cierra el estoma, es decir aumenta o disminuye el tamaño del ostiolo (esta propiedad es fundamental para controlar la velocidad de transpiración de la planta).

La disposición de los engrosamientos y de las microfibrillas de celulosa en las paredes de las células oclusivas explica como un aumento de turgencia provoca la apertura estomática. Los intercambios de agua de la célula oclusiva se realizan con los espacios intercelulares próximos, que a fin de cuentas son ramificaciones de la corriente de agua que asciende desde el suelo (Figura 45).

**Figura 45**

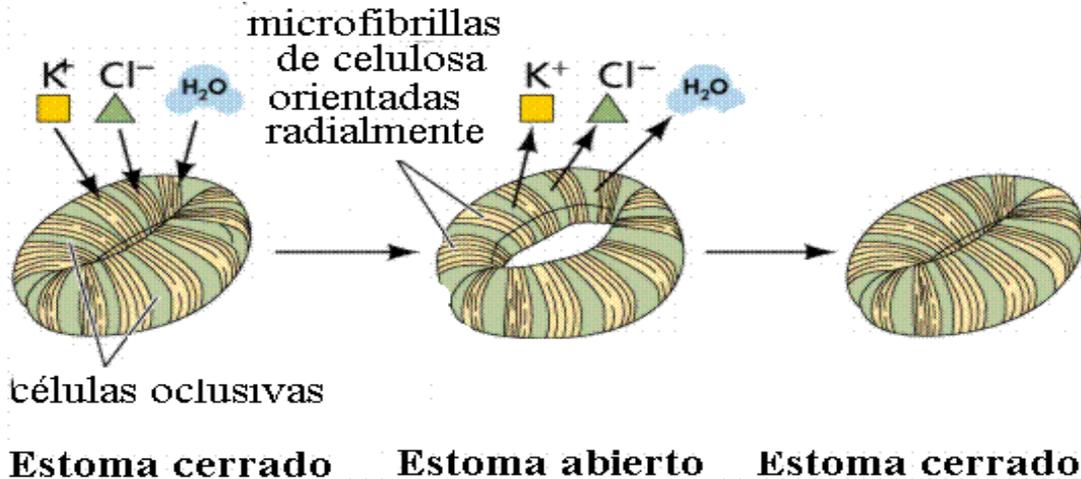
*Mecanismo de apertura y cierre de los estomas. Un estoma está delimitado por dos células oclusivas que (a) abre el estoma cuando está turgente y (b) lo cierra cuando pierde turgencia. La apertura del estoma como respuesta a la turgencia es debida a la disposición radial de las microfibrillas de celulosa de las células oclusivas (c). Como las dos células están unidas por sus extremos la expansión longitudinal las obliga a curvarse y el estoma se abre (d).*



Nota. Adaptado de ([http://www.euita.upv.es/varios/biologia/temas/tema\\_12.htm](http://www.euita.upv.es/varios/biologia/temas/tema_12.htm))

**Figura 46**

Disposición de las microfibrillas de celulosa y distribución de los iones de  $K^+$ ,  $Cl^-$  y agua según los estomas estén abiertos o cerrados.



Nota. Adaptado de (<http://www.biologia.edu.ar/plantas/floxilrevisado.htm>)

**¿Por qué las células oclusivas al estar turgentes provocan la apertura de los estomas?**

Las microfibrillas de celulosa, de las células oclusivas, se disponen como anillos cerrados que rodean a la célula oclusiva perpendiculares al eje del estoma. En estas condiciones, un aumento del tamaño celular solo puede producirse en longitud, perpendicular a los anillos de microfibrillas, no en grosor. La presión ejercida por el resto de la epidermis es también tal que cede más fácilmente por la zona de la pared ventral que por los extremos de las células oclusivas, por lo que un aumento de la longitud de estas últimas aumenta la curvatura de la pared dorsal y abre el ostiolo. Al mismo tiempo, con el aumento de turgencia, las células oclusivas tienden a sobresalir de la superficie de la epidermis (Figura 46).

**¿Cuál es la función de los estomas?**

Los estomas controlan así el intercambio gaseoso entre la atmósfera externa y los espacios aéreos del mesófilo. Los estomas no son solo la vía de salida del vapor de agua, sino también de flujos de  $CO_2$  y  $O_2$ . Normalmente, el primero se dirige hacia el interior de la hoja, mientras que el  $O_2$  es perdido por la planta. Una mayor abertura estomática significará, pues, una más rápida entrada de  $CO_2$  para ser utilizado en fotosíntesis y una más rápida salida de  $O_2$  y agua.

### ***¿Qué métodos se puede utilizar para medir la transpiración?***

Según el material vegetal y el margen de error aceptable, se usará una u otra técnica y a veces se deberán usar y comparar diversas técnicas, como: el método del potómetro, de las pesadas, lisímetros, método del papel de cloruro de cobalto, etc.

### ***¿Cómo el método del potómetro mide la transpiración?***

Se coloca un corte de tallo o de hoja, usando un tapón de goma taladrado en un depósito de agua. El agua que pierde el depósito, por la transpiración del material vegetal, se puede medir fácilmente por el desplazamiento de una burbuja a través de un pequeño capilar graduado y conectado al mismo. Para el caso de una planta pequeña, se puede sumergir las raíces. En realidad, este método mide la absorción de agua, pero esta, en la mayoría de los casos, es sensiblemente igual a la pérdida por transpiración. Las condiciones en que se realizan las medidas en el potómetro distan bastante de las que se encuentra la planta en la naturaleza, por lo que sus indicaciones son aproximadas.

### ***¿Cuál es la diferencia entre el método de las pesadas y el lisímetro?***

En el caso del método de las pesadas, una planta es colocada en una maceta, si esta se cubre adecuadamente para evitar las pérdidas de agua por evaporación, siguiendo la disminución de peso del conjunto y corrigiendo con el agua añadida periódicamente a la maceta, se tiene una medida aproximada de la transpiración con la única corrección del aumento de tamaño de la planta. Este mismo método se emplea a escala mucho mayor en los llamados lisímetros, en que una o varias plantas de cierta envergadura se mantienen en el recipiente (lisímetro) de varios metros cúbicos, colocado sobre una balanza o flotando en un recipiente mayor, en el que se sigue el cambio de peso. Las plantas en un lisímetro se pueden someter a diversas condiciones de luz, temperatura, viento, etc., que se aproximen a las naturales y den una medida significativa de la transpiración.

### ***¿Cómo se expresan los resultados de la medida de la transpiración?***

Los resultados de la medida de la transpiración se pueden expresar como ***intensidad*** de transpiración que es la masa de agua perdida por unidad de tiempo y unidad de superficie que se considere de transpiración (hoja, plantación). La ***transpiración relativa*** es el resultado de dividir la masa de agua transpirada por la que se evapora de una superficie de agua pura en las mismas condiciones. La transpiración relativa siempre es inferior a la unidad y no se afecta por la humedad atmosférica. Otras veces, la transpiración se expresa en términos relativos a la evaporación de una superficie de agua igual a la suma de las superficies de los ostiolos en las mismas condiciones.

### ***¿Cómo la difusión de un gas, a través de los estomas, se relaciona con la distancia entre ellos?***

A pequeñas distancias, pequeños aumentos de estas determinan un rápido aumento de la velocidad de difusión; a distancias mayores, los aumentos van siendo pequeños y la difusión por unidad de superficie se aproxima asintóticamente a un valor máximo que prácticamente se alcanza con distancias 10 veces superiores al diámetro de los poros. Es significativo que la distancia media entre los estomas en la mayoría de las plantas de climas templados sea del orden de 10 veces el diámetro medio de los ostiolos.

### ***¿Cómo es el efecto de la abertura estomática en la velocidad de la transpiración?***

A pequeñas aberturas cambios pequeños en las mismas provocan cambios bruscos en la velocidad de transpiración. Con los estomas más abiertos, la transpiración varía menos acusadamente.

Así la relación diámetro de ostiolos/distancia entre ellos disminuye al aumentar el primero, con lo cual, aunque aumente la transpiración aumenta más rápidamente la superficie de ostiolos y, por tanto, la transpiración por unidad de superficie de ostiolo abierto disminuye.

***¿Qué relación se presenta entre el índice estomático (IE) y la densidad estomática (DE) durante la transpiración?***

En estudios relacionados con la transpiración se deben considerar el índice estomático (IE), valor que puede variar dentro de la misma hoja según la parte del limbo que se analice (ápice, media o base), posición de la hoja en la planta y también del ambiente ecológico, el cual puede ejercer cierta influencia sobre este carácter. Además la densidad estomática (DE) parece estar relacionada con ciertas familias, además de existir relación entre la DE y el tamaño de las células oclusivas, de tal manera que el alta DE se presenta en plantas con células oclusivas pequeñas y viceversa.

El IE representa el cociente entre el número de estomas y la cantidad de células epidérmicas. La DE se relaciona con el número de estomas por unidad de superficie foliar y representa un valor diagnóstico para fragmentos de láminas foliares, siempre y cuando su uso se restrinja a órganos de la misma edad de desarrollo y de la misma taxonomía. La disminución de la DE incrementa la resistencia estomática de la planta, la cual limita el exceso de transpiración. Así mismo, tanto la DE como el IE son variables que están fuertemente influenciadas por la especie vegetal, así como por condiciones ambientales como sequía y altas concentraciones salinas.

***¿Cuál es la importancia de la conductancia estomática en el proceso de transpiración?***

Los estudios relacionados con la conductancia estomática (y por ende la transpiración) revisten gran importancia ya que la productividad está íntimamente relacionada con el consumo y disponibilidad del agua más que con cualquier otro factor ambiental. Por lo tanto, la capacidad de algunas plantas de mantenerse túrgidas bajo condiciones de escasez de agua en el suelo es una característica beneficiosa para evitar la disminución en la producción, puesto que bajo tales circunstancias el descenso del rendimiento puede estar relacionado con la reducción de la conductancia estomática. Otro factor que puede ejercer influencia sobre la resistencia estomática y en consecuencia en la eficiencia del uso del agua en los cultivos, es la práctica de la injertación.

### ***¿Cuáles son los factores externos que afectan a la velocidad de transpiración?***

Ellos son: la humedad atmosférica, la humedad del suelo, la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico, la iluminación, la concentración de oxígeno, la temperatura, la velocidad del viento, la exposición prolongada a factores externos.

### ***¿Cómo afecta la humedad atmosférica el proceso de transpiración?***

La última etapa de la transpiración consiste en la difusión del vapor de agua desde la cámara subestomática al exterior. Por las leyes de la difusión, el flujo de una sustancia es proporcional a su gradiente de concentración. En una forma aproximada, es proporcional en nuestro caso a la diferencia de humedad relativa entre la cámara subestomática y el exterior. Por tanto, un aumento de la humedad atmosférica determina una disminución de la transpiración porque disminuye la diferencia de humedad entre la cámara subestomática y el exterior. A pesar de esta disminución de la transpiración, un aumento de la humedad atmosférica favorece una mayor abertura estomática que haría aumentar la transpiración. De estos dos efectos opuestos, predomina el primero, y el resultado neto del aumento de la humedad atmosférica es disminuir la transpiración, por supuesto favoreciendo al mismo tiempo la entrada de CO<sub>2</sub> para fotosíntesis.

### ***¿Por qué a mayor humedad del suelo favorece una mayor transpiración?***

A mayor humedad del suelo mayor absorción de agua, en consecuencia, potencial hídrico más alto en generar en la planta y específicamente en la célula oclusiva, mayor turgencia de esta y estoma más abierto. La humedad exclusivamente del suelo no afecta sensiblemente al gradiente de humedad a través del estoma.

### ***¿La concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera afecta la velocidad de la transpiración?***

Una alta concentración de CO<sub>2</sub> puede incluso cerrar totalmente el estoma. El significado fisiológico de esta respuesta reside en que los estomas establecen un balance adecuado entre fotosíntesis y transpiración. En efecto, la demanda fotosintética de CO<sub>2</sub> en una situación dada requiere una determinada abertura estomática para un gradiente determinado de CO<sub>2</sub> entre el exterior y la cámara subestomática. Si este gradiente aumenta, en principio habría más flujo de CO<sub>2</sub> en relación con la demanda fotosintética; este flujo en exceso se corrige con una menor abertura estomática, logrando así una menor pérdida de agua por transpiración.

La respuesta estomática a los cambios de concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico es rápida, en unos 5 segundos ya se ha logrado la mitad de la magnitud final de respuesta. La respuesta se produce tanto en la luz como en la oscuridad. La estructura que finalmente detecta el cambio de concentración de CO<sub>2</sub> es la célula oclusiva.

### ***¿Cómo la iluminación afecta el proceso de transpiración?***

Un aumento de iluminación abre estomas y, por tanto, aumenta la transpiración en una respuesta que requiere aproximadamente una hora. La disminución de luz cierra estomas en una respuesta algo más rápida que la anterior. El sentido fisiológico es evidente: en ausencia de luz no es posible la fotosíntesis, no es necesario el CO<sub>2</sub> y, por tanto, se cierran las estomas para evitar la pérdida de agua.

Como resultado del efecto de la luz a lo largo de las 24 horas del día, en condiciones normales, los estomas y la transpiración oscilan en abertura e intensidad respectivamente, estando abiertos y con intensa transpiración en el día y a la inversa de noche. El efecto de la luz abriendo estomas es debido, principalmente a que, al aumentar la fotosíntesis, disminuye la concentración de CO<sub>2</sub>, lo que, provoca la apertura de estomas. Este efecto de la luz se realiza activando la fotosíntesis en el mesófilo. Existe una importante excepción a esta respuesta de abrir estomas con la luz: las plantas suculentas abren sus estomas de noche y los cierran de día.

### ***¿De qué otros factores dependen la concentración de oxígeno para afectar la transpiración?***

Los efectos de concentraciones variables de oxígeno sobre la abertura estomática son complejos y dependen de la presencia o no de luz, de temperatura, del CO<sub>2</sub> presente, e incluso del mismo margen que se considere de variación de las concentraciones de oxígeno. En general, una concentración atmosférica alta de oxígeno favorece el cierre de estomas. Y también puede favorecer la formación de CO<sub>2</sub> (vía respiración) y con ello cierre de estomas. La dependencia de los efectos del oxígeno de otros factores se basa, en el efecto de estos factores sobre los procesos respiratorios de formación de CO<sub>2</sub>. Por ejemplo, la formación fotorespiratorio del CO<sub>2</sub> requiere luz y es fuertemente afectada por la temperatura.

### ***¿Por qué las temperaturas elevadas favorecen la transpiración?***

Sus efectos sobre la abertura estomática son complejos y variables de unas plantas a otras. Pero con independencia del efecto sobre los estomas, las temperaturas elevadas aumentan la velocidad de salida del agua. El rápido aumento de la presión de saturación de agua en la atmósfera al aumentar la temperatura hace que, para una humedad absoluta determinada en la atmósfera, al aumentar la temperatura disminuye rápidamente la humedad relativa, con lo cual aumenta el gradiente de difusión de vapor de agua entre la cámara subestomática (que siempre contiene una alta humedad relativa) y el exterior, y con ello la transpiración. Por otra parte, al aumentar la temperatura, aumenta el coeficiente de difusión del vapor de agua, lo que también favorece la transpiración.

### ***¿La velocidad del viento tiene un efecto directo sobre la abertura estomática?***

La velocidad del viento no tiene un efecto directo sobre la abertura estomática, pero tiene un gran efecto sobre la transpiración por afectar al gradiente de humedad a través del estoma. La difusión del vapor de agua a través de la capa de aire inmóvil adyacente a la superficie de la hoja, puede ser un factor limitante de la velocidad de transpiración. En esta capa, el vapor de agua se difunde según la ley de Fick, en la cual el gradiente,  $dc/dx$ , se puede aproximar por  $\Delta c/\Delta x$ . Donde  $\Delta c$  es la diferencia de concentración de vapor de agua entre la cámara subestomática y los límites externos de la capa inmóvil, y  $\Delta x$  es el grosor de esa capa inmóvil de aire. El gradiente será, entonces, tanto mayor cuanto mayor es la velocidad del viento. En efecto, según su velocidad, el viento barre más o menos esa capa de aire inmóvil, de forma que a mayor velocidad del viento menor espesor de la capa. En consecuencia, cuanto mayor es la velocidad del viento mayor es la velocidad de transpiración.

### ***¿Por qué la apertura de los estomas resulta de la acumulación de iones, principalmente $K^+$ en las células oclusivas?***

A causa de esta acumulación, disminuye el potencial osmótico, lo que determina una entrada de agua y aumento del potencial de turgencia de las células oclusivas (para restablecer el valor normal del potencial hídrico) que provoca apertura del estoma. Aun corregidos por el aumento de volumen celular, los aumentos de concentración de  $K^+$  en la célula oclusiva cuando se pasa de estoma cerrado a abierto son del orden de 0,3 M. Estos aumentos, por sí solos, provocarían disminuciones de unos 6 bares en el potencial osmótico.

### ***¿Qué otros iones son necesarios para mantener la electroneutralidad cuando se abren los estomas?***

Entre estos iones, está el anión Cl<sup>-</sup> que entra en cierta medida como acompañante del catión K<sup>+</sup>: La cantidad de Cl<sup>-</sup> que penetra varía de una planta a otra, y es en muchos casos un 40% de la cantidad de K<sup>+</sup> acumulado. El resto de la carga positiva, por el exceso de K<sup>+</sup> acumulado, es compensado por una salida equivalente de protones procedente de la disociación de diversos ácidos (principalmente **málico**) que se forman, en general, a partir de almidón. El aumento en la concentración de anión malato también contribuye a la disminución del potencial osmótico (Figura 47).

### ***¿Cómo se explica el mecanismo de apertura estomática?***

El almidón es degradado, vía glucólisis hasta fosfoenolpiruvato (PEP) que con CO<sub>2</sub>, en reacción catalizada por fosfoenolpirúvico carboxilasa da ácido oxalacético, este pasa a ácido málico con piridin nucleótido reducido en reacción catalizada por málico deshidrogenasa. Los protones del málico salen al exterior, lo que provoca un cambio en el potencial de membrana que favorece la entrada de K<sup>+</sup> que neutraliza la carga eléctrica de la célula. Adicionalmente, entra cierta cantidad de K<sup>+</sup> acompañado de Cl<sup>-</sup>.

### ***¿Cuál es el producto final de la degradación del almidón en las células oclusivas?***

El almidón de las células oclusivas es menos abundante con estomas abiertos. No parece que, como resultado de la degradación de almidón, se acumulen monosacáridos en cantidad osmóticamente significativa como postulaban las teorías más antiguas. En realidad, los monosacáridos son transformados finalmente en ácido málico.

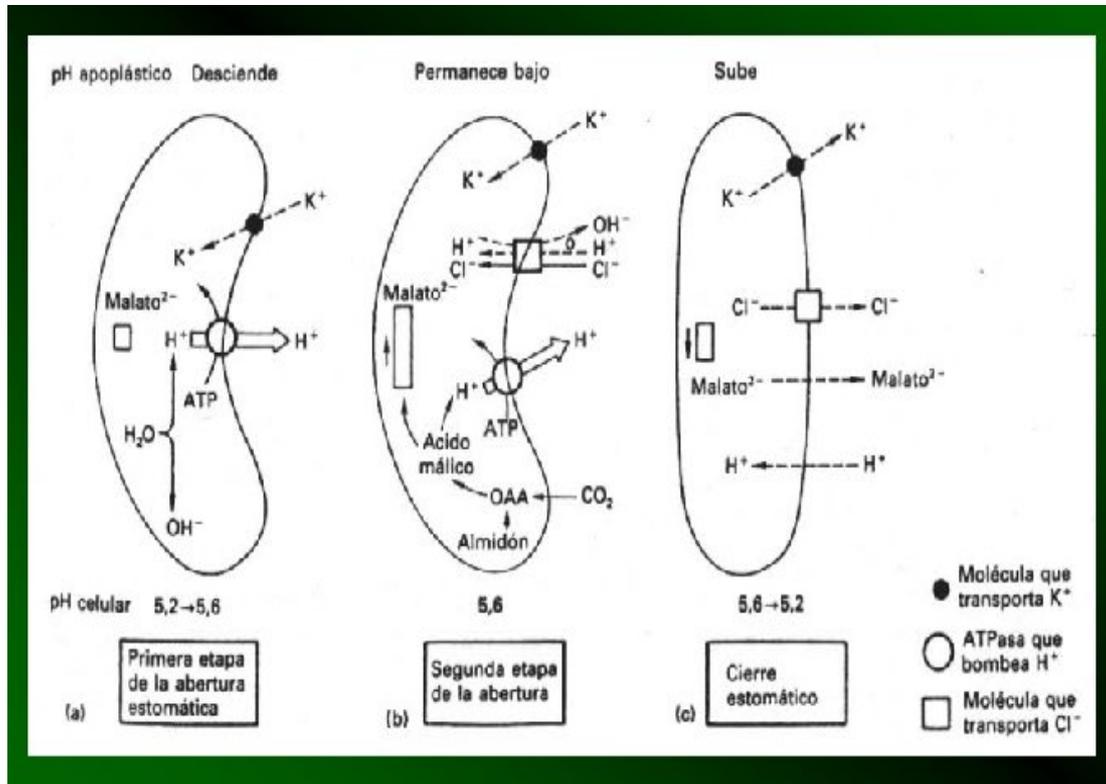
En las células oclusivas de algunas plantas no se ha encontrado almidón. En este caso, los fructanos parecen ser los precursores del ácido málico.

### ***¿Por qué el proceso de apertura estomática requiere CO<sub>2</sub>?***

El CO<sub>2</sub> es requerido para el paso de PEP a oxalacético, cuando un aumento en la concentración de CO<sub>2</sub> en la célula oclusiva determina el cierre de estomas. Es significativo que, en algunas plantas, el máximo de abertura estomática no se produce en atmósferas libres de CO<sub>2</sub>, sino con una baja concentración de este.

**Figura 47**

*Mecanismo de apertura y cierre de los estomas*



Nota. Adaptado de (<https://slidetodoc.com/3-3-11-factores-que-afectan-la-velocidad/>)

***En el mecanismo de apertura estomática ¿qué etapas requieren energía?***

En el mecanismo propuesto pueden requerir energía diversas etapas como: la entrada de malato en la vacuola, la salida de protones de la célula oclusiva y/o la entrada de  $K^+$  y  $Cl^-$  en la célula oclusiva.

Los protones salen al exterior por una bomba electrogénica que utiliza ATP (mecanismo **químico osmótico**). El ATP parece ser suministrado mayoritariamente por la fosforilación oxidativa en las abundantes mitocondrias de las células oclusivas. Los cloroplastos de estas células no pueden convertir  $CO_2$  en azúcares, pero incluyen los dos fotosistemas y parecen proporcionar también ATP por fotofosforilación.

### ***¿Cómo es la salida y entrada de $K^+$ en la apertura estomática?***

La entrada y salida de  $K^+$  se realiza por canales iónicos cuyo funcionamiento depende de la polarización de la plasmalema resultante del bombeo de protones. Con la membrana fuertemente polarizada (-90 a -150 mV) funciona sólo el canal de entrada. Por el contrario, potenciales de membrana entre -20 y +80 mV activan el canal de salida de  $K^+$ . La actividad de estos canales depende también de la concentración de  $Ca^{2+}$  en el citosol. Así, concentraciones de  $Ca^{2+}$  libre entre 0,01 y 0,2  $\mu$ M activan el canal de entrada de  $K^+$ , mientras que, 5  $\mu$ M  $Ca^{2+}$  activa el canal de salida de  $K^+$ . Significativamente, un aumento de la concentración de **ABA** provoca un aumento de la concentración citosólica de  $Ca^{2+}$ , con lo que se facilita salida de  $K^+$  y cierre de estomas.

### ***¿La concentración de malato disminuye con el encierre de los estomas?***

Para el cierre de los estomas es fundamental la disminución de la cantidad de malato; los niveles estacionarios de este deben resultar de un equilibrio entre sus velocidades de síntesis, degradación y transformación en almidón. Cuando disminuye la síntesis predomina la degradación y disminuye la concentración de malato. Se sabe poco del destino en su degradación, y menos aún de su control.

### ***¿Cómo el $CO_2$ afecta la abertura estomática?***

Aparentemente es una paradoja que el  $CO_2$  se necesite (en la reacción catalizada por fosfoenolpirúvico carboxilasa) para los procesos metabólicos que llevan a la abertura estomática y al mismo tiempo provoque cierre de estomas. Más aún, la respuesta a altas concentraciones de  $CO_2$  cerrando estomas está mediada también por fosfoenolpirúvico carboxilasa, ya que son similares las cinéticas de saturación con  $CO_2$  de la velocidad del enzima y de la respuesta de cierre de estomas. Se ha propuesto que, si la concentración de  $CO_2$  es muy alta, el málico se forma muy rápidamente, más rápidamente que puede ser secuestrado el malato por la vacuola y los  $H^+$  bombeados al exterior. En estas condiciones, el citoplasma se acidifica, y presumiblemente se inhibe la toma de malato por la vacuola y el mismo bombeo de protones al exterior. Así no puede entrar  $K^+$  y el estoma se cierra. Por el contrario, si a bajas concentraciones de  $CO_2$  la velocidad de formación de málico no es excesiva, no baja el pH, el malato se acumula en la vacuola, el almidón sigue transformándose en málico, funcionan los transportes de potasio y protones, se acumula  $K^+$  y el estoma se abre.

***¿La acción del CO<sub>2</sub> en la abertura estomática está mediada por los cambios de acidez que provoca en las células oclusivas?***

Sí, se ha comprobado que en las células oclusivas el pH es más ácido cuando están cerradas. El CO<sub>2</sub> es un ácido débil, y como tal no puede provocar cambios de pH de suficiente magnitud. En cambio, si forma un ácido carboxílico (málico), este es suficientemente fuerte para provocar cambios significativos en actividades enzimáticas y sistemas de transporte. Para algunos autores, el efecto del CO<sub>2</sub> cerrando estomas se podría ejercer inhibiendo el transporte de K<sup>+</sup> o la fotofosforilación que proporcionaría ATP para la salida de protones. Otra posibilidad a explorar es si un aumento de CO<sub>2</sub>, al aumentar la actividad de fosfoenolpirúvico carboxilasa, compite con el consumo respiratorio del PEP que se inicia en el destino alternativo del mismo vía piruvato kinasa.

***¿La concentración de CO<sub>2</sub> explica el cierre de los estomas en el día, en las plantas suculentas?***

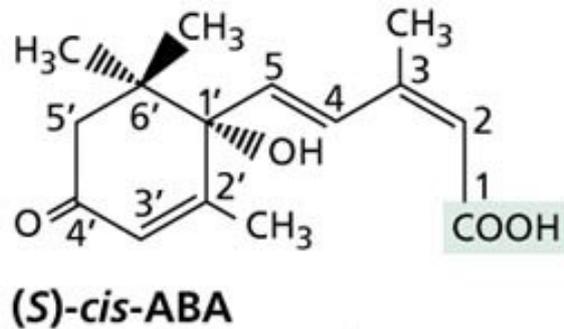
La situación paradójica de que las plantas suculentas con un metabolismo fotosintético especial cierran estomas de día y lo abran de noche, se podría explicar por su peculiar metabolismo. Como se dijo, fijan CO<sub>2</sub> de noche y lo liberan de día dentro de ellas para ser asimilado fotosintéticamente. Precisamente esta liberación diurna debe provocar tan altas concentraciones de CO<sub>2</sub> que determinan el cierre del estoma.

***¿Cómo interviene el ABA en el cierre de los estomas?***

Los bajos potenciales hídricos de la hoja determinan el cierre de los estomas en una acción que está mediada por ácido abscísico (ABA). Este inhibe el sistema de transporte de H<sup>+</sup> al exterior con lo cual no puede acumularse K<sup>+</sup> y se bloquea el sistema de formación de málico por acidificación del citoplasma, tal como ocurría con un exceso de CO<sub>2</sub>. Además, el aumento de ABA provoca un aumento de Ca<sup>2+</sup> que activa el canal de salida de K<sup>+</sup> e inhibe el de entrada (Figura 48).

**Figura 48**

La hormona *Ácido Abscísico (ABA)* induce el cierre estomático.



*Nota.* Adaptado de ([https://es.wikipedia.org/wiki/%C3%81cido\\_absc%C3%ADsico](https://es.wikipedia.org/wiki/%C3%81cido_absc%C3%ADsico))

### *¿Cómo la humedad atmosférica afecta la abertura estomática?*

Un aumento de la humedad atmosférica provoca la apertura estomática. Se ha sugerido que esta acción puede estar mediada por el control de la llamada **transpiración** peristomática, que es la que ocurre a través de la cutícula que recubre las células oclusivas. Se tiene evidencias de que esta transpiración es mucho más intensa que la que se produce por el resto de la cutícula. El agua de esta transpiración procede de la pared de la célula oclusiva situada debajo de la cutícula, precisamente la que parece ser la vía mayoritaria de entrada de agua en la célula oclusiva. Una pérdida abundante de agua de esta corriente vía cutícula dificulta el paso del agua a la célula oclusiva, impidiendo su turgencia y determinando el cierre de estomas. Evidentemente, esta pérdida de agua vía transpiración peristomática será menor a mayor humedad atmosférica. La transpiración peristomática permitirá el control de la abertura estomática por la humedad ambiental, a través de un mecanismo que implica a su vez una pequeñísima pérdida de agua.

### *La luz azul ¿interviene en la abertura estomática?*

La luz azul parece activar el bombeo de protones al exterior de la célula oclusiva, creándose el potencial de membrana necesario para la entrada de  $K^+$ . En este efecto, la luz azul actúa como activador de algún proceso que proporciona energía para el bombeo de protones, no es ella misma la fuente de energía para ese bombeo.

### ***¿Cómo se explican las oscilaciones periódicas de la abertura estomática y de la transpiración?***

En condiciones normales, debido fundamentalmente al efecto de los cambios de iluminación, los estomas se abren y se cierran rítmicamente con un período de 24 horas. Relacionadas con estas variaciones estomáticas, se han medido, también en condiciones ambientales constantes, variaciones rítmicas del potencial hídrico foliar y del contenido de almidón en las células oclusivas, con períodos de aproximadamente 24 horas. Adicionalmente, la abertura estomática oscila en condiciones ambientales constantes con amplitudes pequeñas y períodos, en general, de unos pocos minutos. Estas oscilaciones, más o menos amortiguadas, son características de todo fenómeno que, como la apertura y cierre de estomas, está sometido a múltiples mecanismos de control.

### ***¿Cuáles son los caracteres xeromórficos que afectan la velocidad de transpiración?***

Junto a los cambios rápidos de la transpiración inducidos por agentes que afectan la abertura estomática, en las plantas existen otras respuestas cuando se exponen por un tiempo prolongado a determinados ambientes, especialmente a ambientes secos. En relación con la transpiración, las adaptaciones permanentes o no a ambientes secos, consisten en cambios que reducen la transpiración para compensar el menor aporte de agua a la planta. Entre los caracteres xeromorfos más frecuentes están: el bajo número de estomas, los estomas agrupados, o hundidos y la existencia de pelos. Estas últimas características contribuyen a estabilizar una capa atmosférica relativamente gruesa y húmeda en las proximidades de la estoma que dificulta mucho la difusión del vapor de agua. Es frecuente encontrar una cutícula muy gruesa, e incluso cutinización de las células del mesófilo y un enrollamiento de las hojas para reducir la superficie de transpiración. Unas respuestas, casi generales a la sequía prolongada, consisten en la disminución de la relación superficie/volumen y un aumento de la sensibilidad de los estomas a bajos potenciales hídricos y a la concentración de CO<sub>2</sub>. En general, esta mayor sensibilidad se debe a un aumento de los niveles de ácido abscísico.

### ***¿Qué caracteriza la transpiración de las plantas C4 y C3?***

Ciertas plantas, como maíz, caña de azúcar, presentan un mecanismo especial, que llamaremos fotosíntesis C4, por el que, entre otras cosas, pueden realizar eficazmente fotosíntesis a muy bajas concentraciones de CO<sub>2</sub> en el mesófilo. Esto implica que,

manteniendo una eficaz fotosíntesis, pueden tener sus estomas más cerrados que una planta con fotosíntesis normal, que llamaremos C3. En consecuencia, las plantas C4 suelen perder menos agua por transpiración (por gramos de biomasa producida) que las plantas C3 y, en este aspecto, el carácter C4 es una forma de adaptación a ambientes secos. De hecho, las plantas suculentas y las plantas C4 presentan bajas relaciones de agua perdida por transpiración a materia seca producida. Mientras que el metabolismo de suculenta es característico de adaptaciones a ambientes de humedad muy variable del día a la noche, el metabolismo C4 es frecuente en plantas adaptadas a sequedad más continua.

### ***¿De qué depende la tasa de transpiración en las hojas?***

La tasa de transpiración de la hoja depende de 2 factores principales:

$$E = \frac{C_{va}(\text{hoja}) - C_{va}(\text{aire})}{r_e + r_{ac}} \quad (\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$$

$C_{va}(\text{hoja}) - C_{va}(\text{aire})$ : diferencia de concentración de vapor entre los espacios de aire de la hoja y el aire del exterior: ( $\text{mol m}^{-3}$ ).

$r_e + r_{ac}$ : resistencia del poro del estoma y resistencia del aire circundante en la superficie de la hoja: ( $\text{s m}^{-1}$ ).

A veces en vez de concentración se emplea presión de vapor y la diferencia es el déficit de presión de vapor y se mide en kPa y es proporcional a la concentración de vapor. La resistencia es la inversa de la conductancia: una elevada resistencia equivale a una baja conductancia.

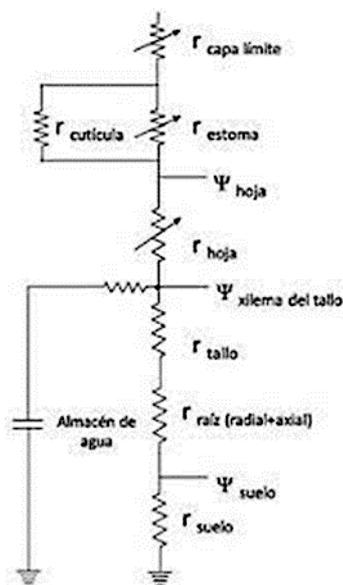
### ***¿Qué tipos de resistencia se presenta cuando se pierde agua por el proceso de transpiración?***

- **Resistencia del suelo (rs)**: depende de la conductividad hidráulica del tipo del suelo o impedancia (alta en suelos arenosos y reducida en arcillosos) y la disponibilidad de agua del mismo, es una de las resistencias más variables a lo largo del día.
- **Resistencia de la raíz (rr)**: es una de las resistencias más altas al flujo de agua y se debe a los protoplastos de este órgano.

- **Resistencia del xilema ( $r_x$ ):** su valor es constante y se modifica solo con el crecimiento del tallo.
- **Resistencia del mesófilo ( $r_m$ ):** es muy variable y depende de la anatomía de la hoja. El agua se mueve por las paredes, los protoplastos y en forma de vapor por los espacios intercelulares.
- **Resistencia de la cutícula ( $r_c$ ):** representa una resistencia muy alta debido a la incrustación de la cutícula que es una sustancia hidrofóbica.
- **Resistencia estomática ( $r_e$ ):** depende del grado de apertura, cerrados el valor de la resistencia tiende a infinita y abiertos es mínima pero no cero.
- **Resistencia del aire ( $r_a$ ):** es la que le ejerce la capa límite (capa de aire adherido a la epidermis), a la pérdida de vapor de agua. (Figura 49)

**Figura 49**

*Resistencias a la difusión. Flujo del agua en el continuo suelo-planta-atmósfera, analogía con la ley de Ohm. Las flechas representan resistencias variables ( $\Psi$ =potencial hídrico,  $r$ =resistencia hidráulica).*



Nota. Adaptado de [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1405-04712019000300301](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-04712019000300301)

### ***¿Cuáles son las funciones de la transpiración?***

La transpiración viene a ser un “mal inevitable”, resultado de la necesidad que tienen las plantas terrestres de realizar el intercambio de CO<sub>2</sub> y O<sub>2</sub> en una atmósfera de bajo potencial hídrico. Para ello, las plantas habrían desarrollado mecanismos de control sofisticados y adaptaciones que ahorran el máximo de agua. Una de las funciones de la transpiración es la refrigeración de la hoja. Otro uso que hace la planta de la transpiración es concentrar minerales que la planta toma muy diluidos del suelo.

### ***¿Cuáles son las consecuencias de la transpiración?***

Cuando los estomas están abiertos la planta pierde agua por transpiración, pero también capta el CO<sub>2</sub> atmosférico, y la fotosíntesis puede tener lugar. La transpiración, podría considerarse como el coste fisiológico de la fotosíntesis, pero hay que tener también en cuenta otras consideraciones.

La evaporación del agua consume una cantidad de energía considerable, debido al elevado calor latente de vaporización de esta sustancia, energía que procede de la energía radiante que la hoja recibe. La transpiración, por tanto, contribuye al balance térmico de la hoja. Si esa fracción de la energía no se gastara de esta manera, aumentaría la temperatura de la hoja, pudiendo llegar a límites incompatibles con la actuación de los sistemas enzimáticos y con la mayoría de los procesos metabólicos.

La transpiración es, además, el mecanismo que origina la tensión en el xilema y el ascenso del agua en la planta. Mecanismo que permite la distribución en toda la planta del agua y de los nutrientes minerales absorbidos por las raíces.

### ***¿Qué viene a ser la evapotranspiración?***

Consiste en el grado máximo de pérdida de agua de un suelo, en el cual se está desarrollando un cultivo.

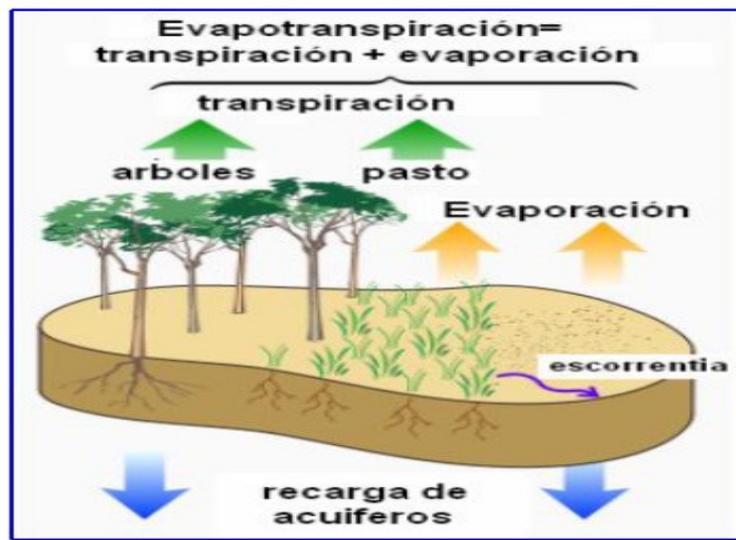
Es la integración de la transpiración (pérdida de agua por la planta) y la evaporación (pérdida de agua del suelo).

$$\text{EVAPOTRANSPIRACIÓN} = \text{TRANSPIRACIÓN} + \text{EVAPORACIÓN}$$

La transpiración es máxima cuando se presenta alta densidad de siembra y mínima cuando hay pocas plantas en un campo de cultivo. La evaporación es mínima cuando se presenta alta densidad de plantas y máxima cuando hay pocas plantas y bastante superficie de suelo en un campo de cultivo. (Figura 50, 51)

**Figura 50**

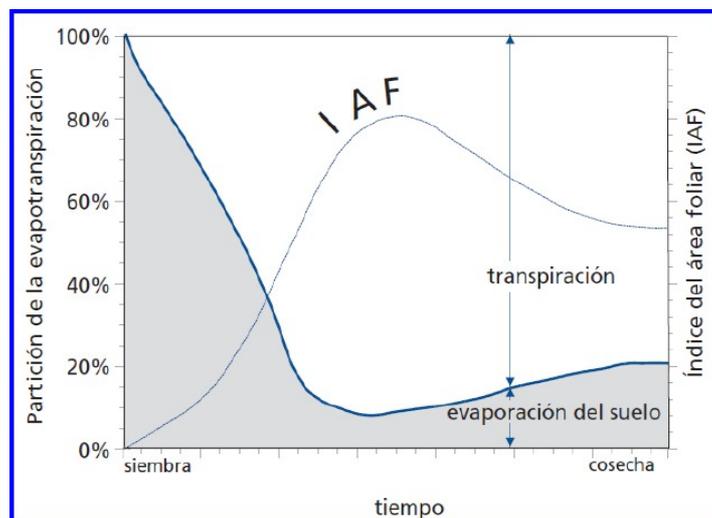
*Proceso de evapotranspiración.*



*Nota.* Adaptado de (<https://www.intagri.com/articulos/agua-riego/la-evapotranspiracion-de-los-cultivos>)

**Figura 51**

*Relación entre la evaporación y la transpiración (evapotranspiración).*



*Nota.* Adaptado de (<https://www.intagri.com/articulos/agua-riego/la-evapotranspiracion-de-los-cultivos>)

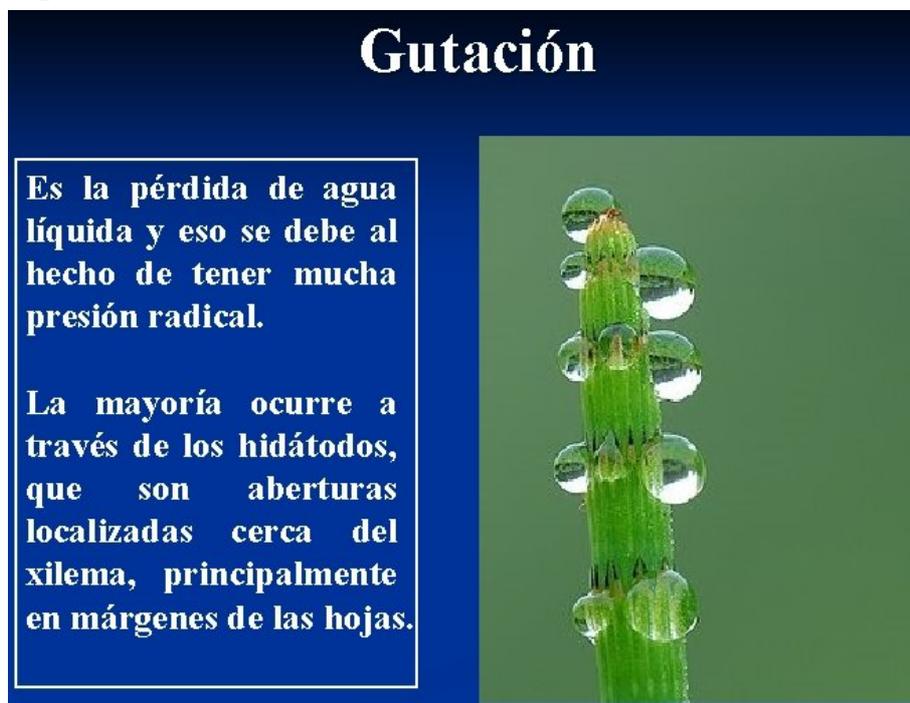
### ***¿Cómo se define la gutación y qué la caracteriza?***

Es una pérdida de agua en forma líquida, dado que bajo las condiciones en que se produce, la absorción supera a la transpiración que es mínima, por lo cual es empujada por los conductos del xilema hasta ser excretada al exterior a través de unas estructuras especializadas llamadas hidátodos. El agua excretada por los hidátodos, es el resultado de la presión hidrostática desarrollada en la savia de los conductos del xilema. El líquido producido por gutación no es agua pura, sino una disolución de sustancias como sales, azúcares, etc.

- Estas sustancias pueden depositarse sobre la superficie de la hoja al evaporarse el agua.
- Estas sales precipitadas pueden ser nuevamente disueltas y reabsorbidas al interior de la hoja.
- La concentración de estas sales si es muy elevada puede provocar trastornos en la hoja, así como en la acción de los pesticidas. (Figura 52, 53)

#### **Figura 52**

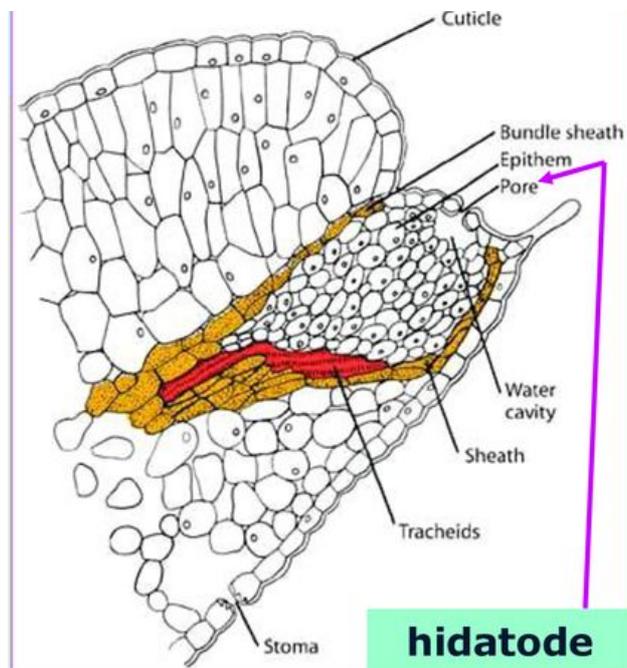
*Fenómeno de gutación.*



*Nota.* Adaptado de (<https://slidetodoc.com/tema-4-absorcin-de-agua-por-las-plantas/>)

**Figura 53**

*Esquema de un hidátodo.*



Nota. Adaptado de (<https://slideplayer.es/slide/17988494/>)

***¿Cómo se define la eficiencia del uso de agua? (EUA, WUE sus siglas en inglés)***

Se define por la relación entre los gramos de agua transpirados por un cultivo y los gramos de materia seca producidos. Las especies más eficientes en el uso de agua producen más materia seca por gramo de agua transpirado. Los cultivos difieren en su capacidad para extraer agua, de acuerdo a su metabolismo, la arquitectura de sus hojas, y el momento del ciclo de crecimiento considerado.

***¿Cuál es la importancia de WUE? (Eficiencia del uso de agua)***

Hay una prioridad global de desarrollar cultivos con alta eficiencia en el uso del agua en la producción de su biomasa o una producción por unidad de agua utilizada.

El WUE varía entre especies y dentro de los genotipos de una especie. Hoy es conocido que los genotipos con el pool de genes primarios exhiben variación alélica para WUE a través de los mecanismos que regulan la transpiración, la cual es la conductancia de agua a través de los estomas, la cutícula y capa estacionaria. Las propiedades del agua y el dióxido de

carbono, a través de esta vía, puede ser mejorada por un decrecimiento de la transpiración sin una reducción del CO<sub>2</sub>. Puesto que el CO<sub>2</sub> captado y el agua de la transpiración disminuida ocurre predominantemente a través de los poros de los estomas y los genes implicados en el desarrollo estomatal y en la apertura y cierre de los estomas impacta en el WUE (Tabla 3, 4)

### ¿Qué relación existe entre las especies C3 o C4 y EUA?

**Tabla 3**

*Cantidad de agua (litros) consumida por diferentes cultivos para producir un Kg de materia seca (MS) de planta entera, grano o tubérculo.*

Planta	Litros de agua por Kg de MS	% Base 100 (Planta entera de maíz)
Planta entera de maíz	238	100
Grano de maíz	454	191
Grano de cebada	524	220
Grado de trigo	590	248
Papa	560	248
Soya	900	378
Arroz	1600	672

**Tabla 4**

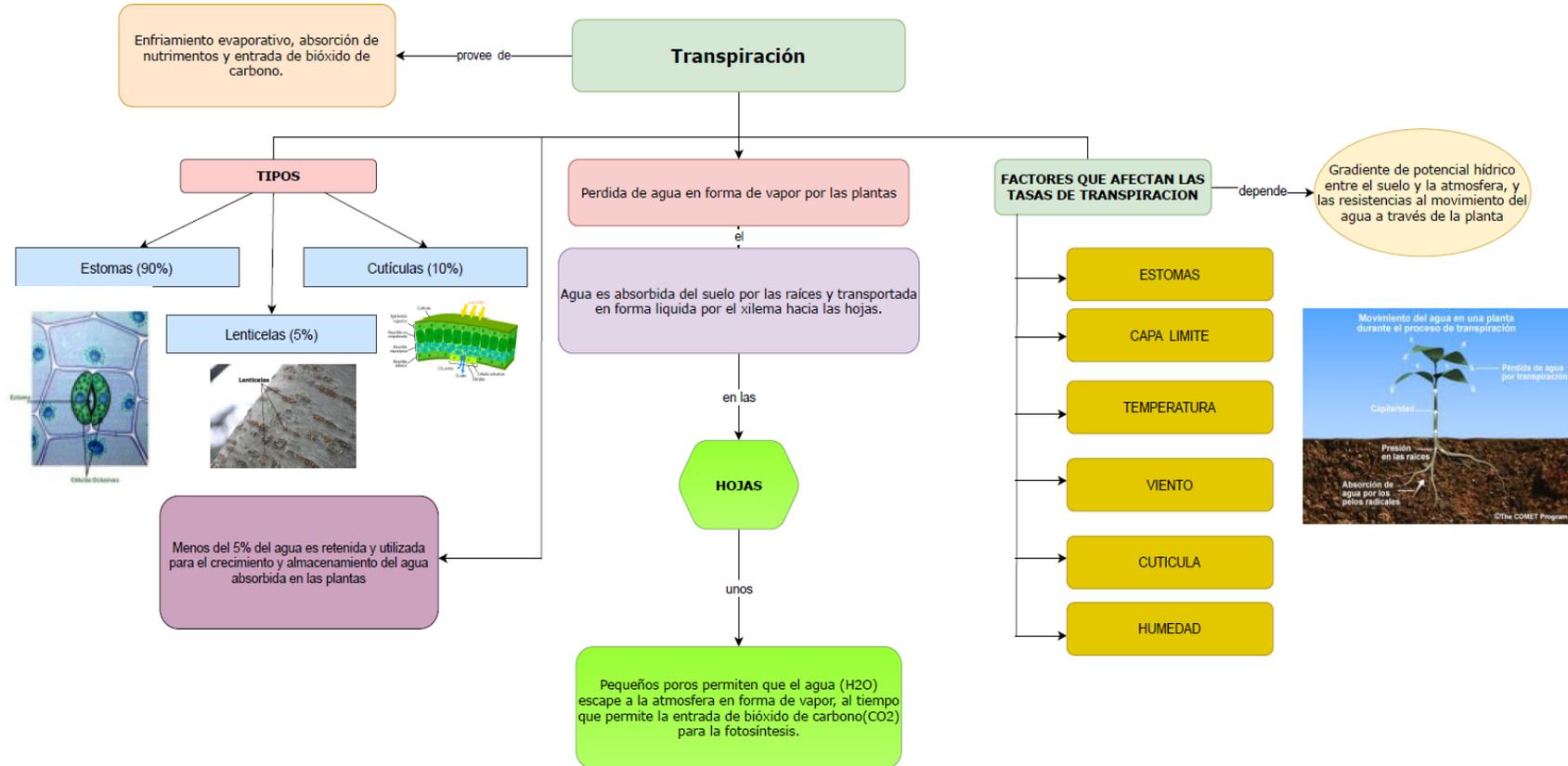
*Componentes, procesos y prácticas que modifican la EUA, según Micucci (2008).*

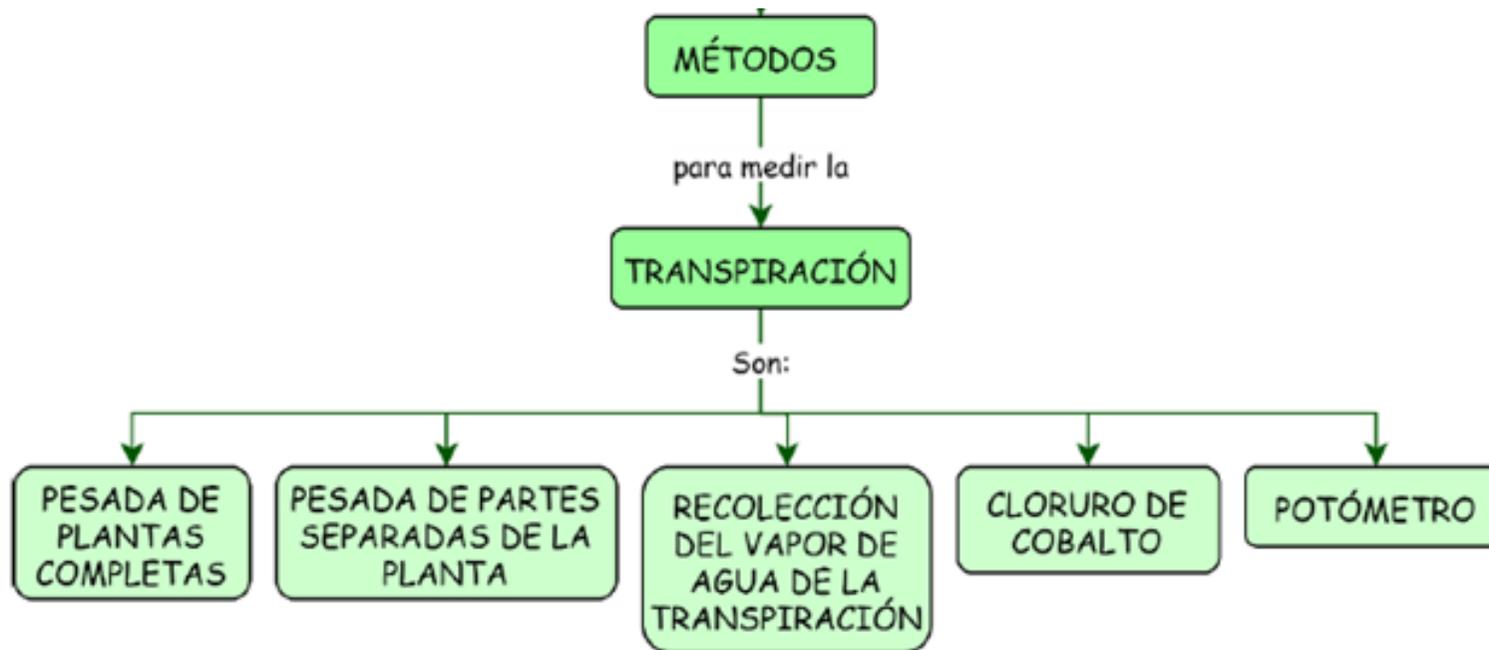
Componentes	Procesos a favorecer	Procesos a minimizar	Prácticas de manejo
Agua acumulada en el suelo.	Precipitación efectiva. Acumulación de carbono.	Escurrimiento. Drenaje profundo. Pérdida de horizonte A.	Prácticas de conservación. Longitud del barbecho.
Agua transpirada por el cultivo.	Partición hacia transpiración del cultivo.	Evaporación. Transpiración de malezas.	Control de malezas. Siembra directa. Fertilización. Tipo de cultivo. Rotación y fecha de siembra.
Conservación a biomasa y rendimiento.	Eficiencia fotosintética. Índice de cosecha.	Déficit de presión de vapor.	Tipo de cultivo. Cultivar. Fertilización y fecha de siembra.

***¿Cuáles son los otros factores que se relacionan con la EUA?***

Existen relaciones entre la transpiración, asimilación neta de CO<sub>2</sub> y EUA. La EUA (en bares) es influenciada por la conductancia estomática a través de diferentes respuestas del CO<sub>2</sub> asimilado y transpiración. La tasa de transpiración se incrementa linealmente con la conductancia estomática. La asimilación neta de CO<sub>2</sub> lineal también se incrementa con la conductancia estomática, pero se satura a altas conductancias. EUA aumenta con la conductancia estomática a baja conductancia estomática porque la pendiente de la asimilación neta de CO<sub>2</sub> es más pronunciada que la pendiente de la transpiración. Una reducción en la conductancia estomática de A B se mejora el uso eficiente del agua porque la transpiración se reduce (A → B), pero la reducción de asimilación neta de CO<sub>2</sub> se reduce al mínimo (B → A<sub>↓</sub>).

# Resumen





## Referencias

- Abbas, F., Mohanna, A., Al-Lahham, Gh. E., y AL-Jbawi, E. (2012). Osmotic adjustment in sugar beet plant under salinity stress. *J. Sugar Beet.*, 28(1), 37-43.
- Aroca, R., Porcel, R., y Ruiz-Lozano, J. M. (2012). Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *Journal of Experimental Botany*, 63(1), 43–57.
- Barrientos-Priego, A., Borys M., Trejo, C., y López-López, L. (2003). Índice y densidad estomática foliar en plántulas de tres razas de aguacatero. *Rev. Fitotec. Mex.*, 26(4), 285- 290.
- Caldeira, C. F., Bosio, M., Parent, B., Jeanguenin, L., Chaumont, F., y Tardieu, F. (2014). A hydraulic model is compatible with rapid changes in leaf elongation under fluctuating evaporative demand and soil water status. *Plant Physiology*, 164(4), 1718–1730.
- Cañizares, A., Sanabria, M., Rodríguez, D., y Perozo, Y. (2003). Características de los estomas, índice y densidad estomática de las hojas de lima Tahití (*Citrus latifolia Tanaka*) injertada sobre ocho patrones cítricos. *Revista UDO Agrícola*, 3(1), 59-64.
- Huang, C.-W., Domec, J. C., Ward, E. J., Duman, T., Manoli, G., Parolari, A. J. y Katul, G. G. (2017). The effect of plant water storage on water fluxes within the coupled soil-plant system. *New Phytologist*, 213(3), 1093–1106
- Medrano, H., Bota, J., Cifre, J., Flexas, J., Ribas-Carbó, M., y Gulías, J. (2007). Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones Geográficas (Esp)*, 43, 63-84.
- Parés-Martínez, J., Arizaleta, M., Sanabria, M., y Brito, L. (2004). Características de los estomas, densidad e índice estomático y su variación en función a la injertación en *Annona muricata L.* y *A. montana* MADFAC. *Bioagro*, 16(3), 213-218.
- Salas, J., Sanabria, M., y Pire, R. (2001). Variación en el índice y densidad estomática en plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum Mill.*) sometidas a tratamientos salinos. *Bioagro*, 13(3), 99-10
- Sinclair, T. (2012). Is transpiration efficiency a viable plant trait in breeding for crop improvement? *Functional Plant Biology*, 39, 359–365
- Torres, M. (2012). *La fisiología de la absorción y conducción de agua y minerales a través del xilema en plantas vasculares y el desarrollo de la inteligencia visual y espacial como propuesta para su aprendizaje*. Tesis Maestría. Universidad Nacional de Colombia. 79 p. <https://repositorio.unal.edu.co/bitstream/handle/unal/9910/marcoantoniotorresramirez.2012.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Vitali, V. (2017). *Biofísica del transporte de agua en plantas: la participación de la raíz de Beta vulgaris en el ajuste hidráulico en condiciones de estrés salino*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. 171 p. [https://ri.conicet.gov.ar/bitstream/handle/11336/83391/CONICET\\_Digital\\_Nro.0f95086c-bd42-4f05-b365-cb2ad97ab4ed\\_A.pdf?sequence=2&isAllowed=y](https://ri.conicet.gov.ar/bitstream/handle/11336/83391/CONICET_Digital_Nro.0f95086c-bd42-4f05-b365-cb2ad97ab4ed_A.pdf?sequence=2&isAllowed=y)
- Wang, Y., Liu, F., Andersen, M., y Jesen, C. (2010). *Improved plant nitrogen nutrition contributes to higher water use efficiency in tomatoes under alternate partial root-zone irrigation*.

# 5

## Transporte de solutos



## 5

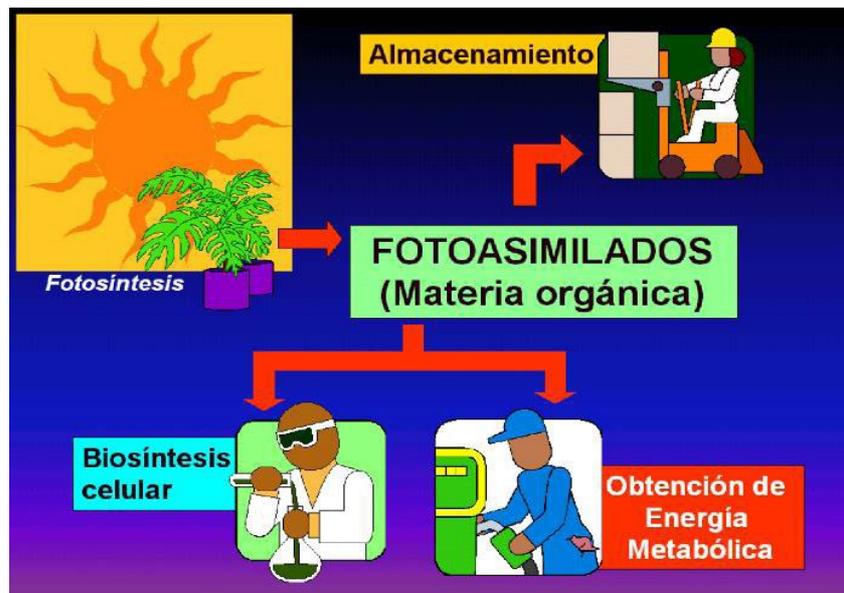
## Transporte de solutos

### ¿Por qué el floema como sistema conductor de solutos?

La actividad metabólica de los diferentes órganos (o partes de órganos vegetales) requiere el aporte de fotoasimilados en cantidades diversas. En algunos casos, los procedentes de la actividad fotosintética de ese órgano, o bien de la hidrólisis de reservas acumuladas previamente en él, pueden satisfacer y sobrepasar los niveles señalados por estas necesidades; el órgano se autoabastece y está en condiciones de exportar fotoasimilados. En otros casos, el órgano puede ser claramente deficitario y debe importar fotoasimilados. El transporte de fotoasimilados a larga distancia, de un órgano a otro, se denomina **translocación** y se lleva a cabo, en general, por el floema. El floema es el tejido conductor especializado en la translocación de fotoasimilados. El movimiento de este contenido puede ser tanto ascendente como descendente y sus diferentes componentes pueden moverse en sentidos contrarios, aún dentro de un mismo haz conductor (Figura 54).

#### Figura 54

Los fotoasimilados (sustancias sintetizadas a partir del  $\text{CO}_2$  y de la energía solar) son empleados por las células para la obtención de energía metabólica, para los procesos de biosíntesis celular, o son almacenados para ser usados posteriormente.



Nota. Adaptado de ([http://www.euita.upv.es/varios/biologia/Temas/tema\\_13.htm](http://www.euita.upv.es/varios/biologia/Temas/tema_13.htm))

### ¿Hacia dónde se dirigen los azúcares formados en la fotosíntesis?

Los azúcares manufacturados durante la fotosíntesis salen de la hoja a través del floema, o corriente de asimilables hacia lugares donde se utilizan, como el vástago en crecimiento y la caliptra de la raíz, y a lugares de almacenamiento como frutos, semillas y el parénquima de almacenamiento de tallos y raíces.

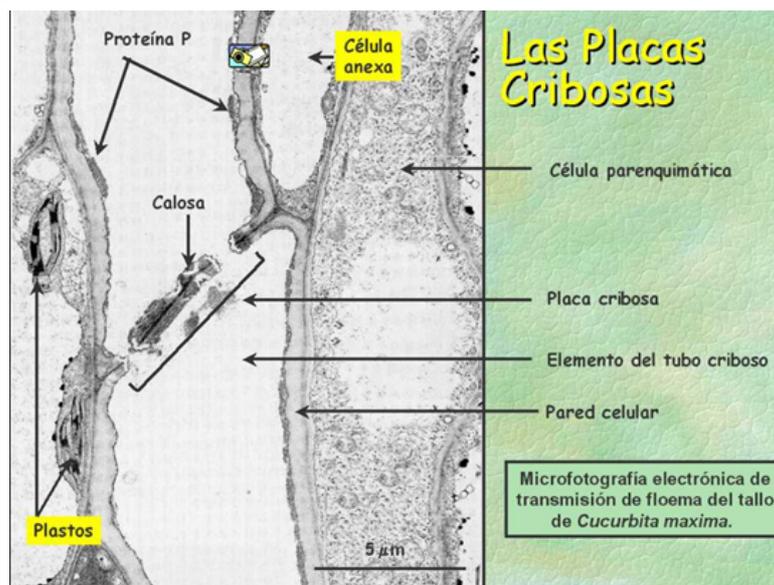
### ¿Cuáles son los elementos del floema?

El floema consiste en varios tipos celulares: elementos cribosos (células cribosas en las Gimnospermas y tubos cribosos en Angiospermas), células acompañantes, y el parénquima vascular. Los elementos cribosos son células tubulares con terminaciones conocidas como placas cribosas. La mayoría pierden el núcleo, pero permanecen vivas con una membrana celular funcional. Las células acompañantes descargan azúcar en los elementos cribosos.

Las células conductoras del floema de las Angiospermas son los elementos cribosos que carecen de núcleo y de la mayoría de los orgánulos, pero son ricos en una proteína filamentosa específica del floema, llamada proteína P. Los elementos cribosos forman series longitudinales llamadas tubos cribosos. Los elementos cribosos presentan poros, que forman áreas cribosas en las paredes laterales, y placas cribosas en las paredes transversales. Las placas cribosas posibilitan la comunicación y amplia continuidad citoplasmática entre elementos cribosos de un mismo tubo criboso (Figura 55).

**Figura 55**

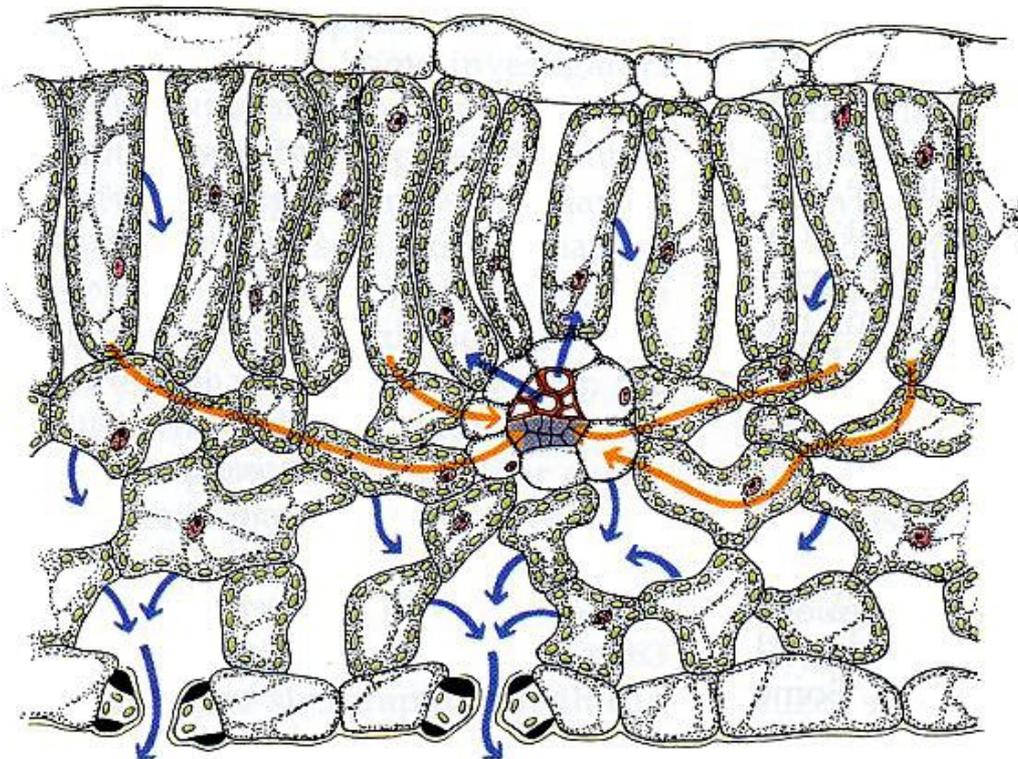
*Placa cribosa en floema.*



Nota. Adaptado de ([http://www.euita.upv.es/varios/biologia/images/Figuras\\_tema4/Figura33.jpg](http://www.euita.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema4/Figura33.jpg))

**Figura 56**

Diagrama de la hoja que muestra los caminos seguidos por las moléculas de agua de la corriente de transpiración a medida que se mueven desde el xilema de un vaso menor hacia las células mesofílicas, se evaporan de las superficies de las paredes de las células mesofílicas, y se difunden después fuera de la hoja a través de un estoma abierto (líneas azules). También se muestran los caminos seguidos por las moléculas de azúcar producidas durante la fotosíntesis a medida que se mueven desde las células mesofílicas al floema del mismo vaso y entran en la corriente de asimilación. Se cree que las moléculas de azúcar producidas en el parénquima en empalizada se dirigen al parénquima esponjoso y después lateralmente al floema a través de las células esponjosas (líneas marrones).



Nota. Adaptado de (<https://biblioteca.unu.edu.pe/wp-content/uploads/2016/06/LIBRO-P4.pdf>)

### ¿Cómo se mueven los fluidos en el floema?

Los fluidos pueden moverse hacia arriba o abajo dentro del floema, y son transportados de un sitio a otro. Se originan en los lugares donde se producen. El alimento se mueve a través del floema por un mecanismo de presión. El azúcar se mueve (en una etapa que requiere energía) desde una fuente (generalmente las hojas) a un sumidero (generalmente raíces) por presión osmótica. La translocación del azúcar dentro del elemento criboso

produce que el agua entre en la célula, incrementando la presión de la mezcla agua/azúcar (savia del floema o elaborada). La presión causa que la savia fluya a zonas de menor presión, el sumidero. En este lugar el azúcar es extraído del floema en otra etapa que requiere gasto energético, y generalmente es convertido en almidón o metabolizado (Figura 56).

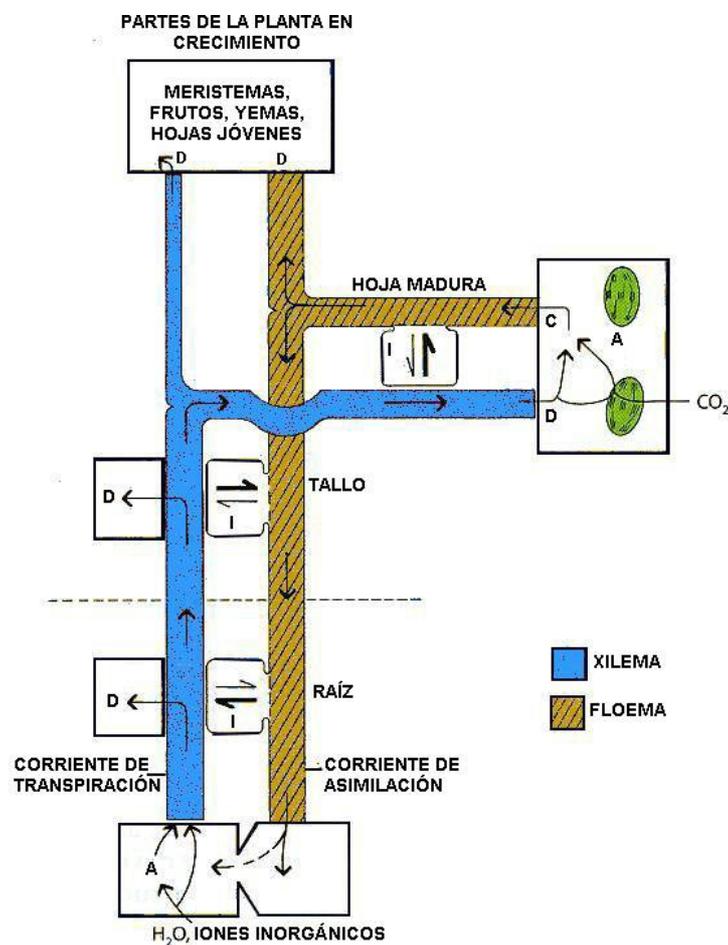
### ***¿Cómo se explica el modelo fuente-sumidero?***

Del movimiento de los asimilables se dice que sigue un modelo de fuente a sumidero. Las principales fuentes de solutos asimilables son las hojas fotosintetizantes, pero los tejidos de almacenamiento pueden servir también como importantes fuentes. Todas las partes de las plantas incapaces de satisfacer sus propias necesidades nutricionales pueden actuar como sumideros, esto es, pueden importar productos asimilables. Así, los tejidos de almacenamiento actúan como sumideros cuando están importando productos asimilables y como fuentes cuando los exportan.

Las relaciones fuente-sumidero pueden ser relativamente simples y directas, como en las plántulas jóvenes, donde los cotiledones que contienen alimento de reserva representan a menudo la fuente principal, y las raíces en crecimiento representan el sumidero principal. En las plantas las viejas, la mayoría de las hojas maduras superiores recién formadas exportan comúnmente productos asimilables principalmente hacia el ápice del vástago; las hojas de más abajo los exportan principalmente a las raíces; y las del medio exportan en ambas direcciones. Este modelo de distribución de los productos asimilables se ve marcadamente alterado durante el cambio de crecimiento vegetativo a reproductivo. Los frutos en desarrollo son sumideros competentes que monopolizan los productos de las hojas más próximas y, frecuentemente, los de las más alejadas también, causando a menudo un declive o cese virtual del crecimiento vegetativo (Figura 57, 58, 59).

**Figura 57**

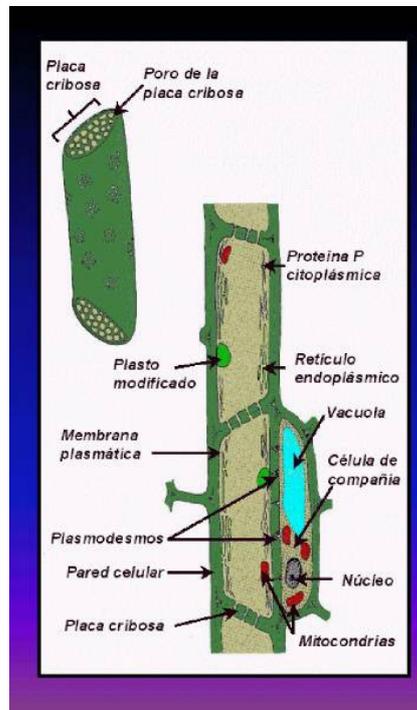
Diagrama que muestra los elementos básicos en la circulación del agua, iones inorgánicos, y fotoasimilados en la planta. El agua y los iones inorgánicos que absorbe la raíz se mueven hacia arriba por el xilema en la corriente de transpiración. Parte se mueve lateralmente hacia los tejidos de la raíz y del tallo, mientras que otra parte es transportada hacia zonas de la planta en crecimiento y hojas maduras. En las hojas, cantidades sustanciales de iones inorgánicos y agua son transferidos al floema y son exportados con sacarosa y la corriente de asimilación. Las partes de la planta en crecimiento, que son relativamente inefectivas capturando agua a través de la transpiración, reciben muchos de sus nutrientes y agua vía el floema. El agua y los solutos que entran en las raíces en el floema se pueden transferir al xilema y ser recirculados en la corriente de transpiración. La letra A indica sitios especializados en la absorción y asimilación de materias primas del entorno. C y D designan sitios de carga y descarga, respectivamente, e I, puntos principales de intercambio entre el xilema y el floema.



Nota. Adaptado de (<https://biblioteca.unu.edu.pe/wp-content/uploads/2016/06/LIBRO-P4.pdf>)

**Figura 58**

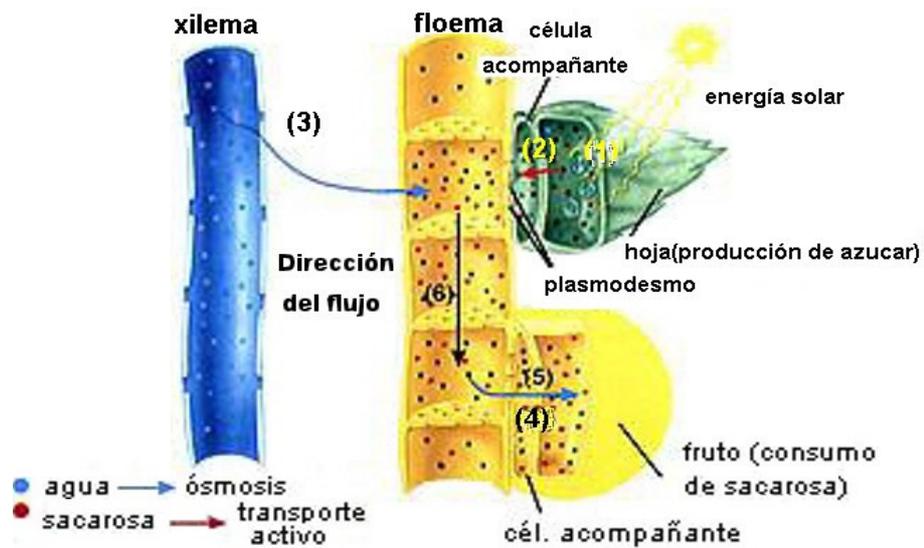
*Estructura interna de los tubos cribosos.*



Nota. Adaptado de ([http://www.euita.upv.es/varios/biologia/images/Figuras\\_tema4/Figura33.jpg](http://www.euita.upv.es/varios/biologia/images/Figuras_tema4/Figura33.jpg))

**Figura 59**

*Proceso del transporte de solutos.*



Nota.

Adaptado

de

(<http://biologia.ucr.ac.cr/profesores/Garcia%20Elmer/Transporte%20en%20floema,%202019.pdf>)

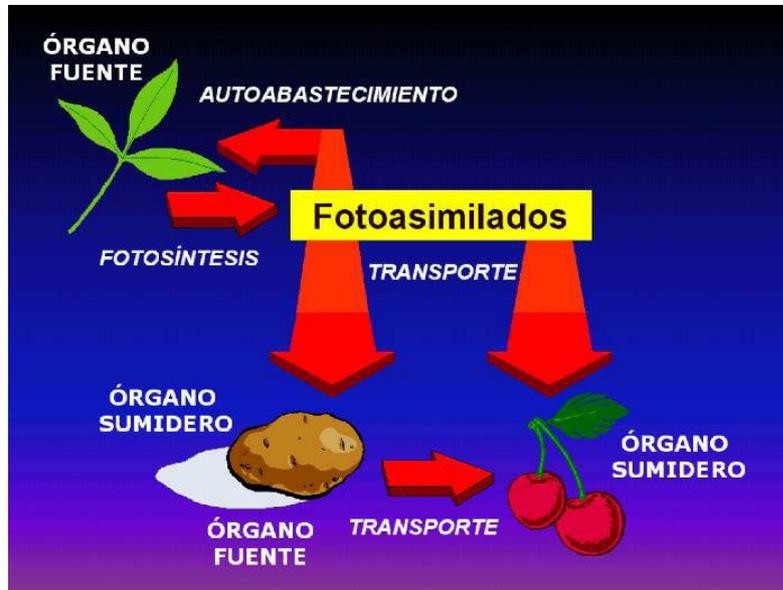
### ***¿Cuáles son las evidencias del transporte del azúcar por el floema?***

Las primeras evidencias que apoyan el papel del floema en el transporte de productos asimilables vino de las observaciones de árboles a los que se les había quitado un anillo completo de corteza. La corteza de los tallos más viejos está compuesta principalmente de floema y no contiene xilema. Cuando a un árbol que está fotosintetizando se le quita una tira de corteza o se le hace una incisión circular alrededor de él, la corteza por encima de la manipulación se hincha, indicando la acumulación de productos que se mueven hacia abajo por el floema desde las hojas fotosintetizadas (Figura 59).

Una evidencia mucho más convincente del papel del floema en el transporte de asimilables se obtuvo con marcadores radiactivos. Antes de que dichos marcadores fueran disponibles, era necesario efectuar un corte en la planta intacta para la introducción de colorantes y otras sustancias para intentar estudiar ciertos fenómenos de transporte. No obstante, cuando las altas presiones de turgencia (hidrostáticas) de los tubos cribosos son liberadas al tiempo que estos son cortados, sus contenidos se agolpan hacia la superficie cortada, alterando considerablemente el sistema. Este fenómeno es el responsable de la formación de tapones mucilaginosos (proteína P) en los elementos cribosos dañados. Con la utilización de marcadores radiactivos, es posible experimentar ahora con plantas enteras y obtener así una comprensión bastante clara de los fenómenos normales de transporte. Los resultados de experimentos con asimilables radiactivos (como sacarosa marcada con  $^{14}\text{C}$ ) confirmaron el movimiento de dichas sustancias en el floema. Más recientemente, dichos estudios han demostrado concluyentemente que los azúcares son transportados en los tubos cribosos del floema (Tabla 5, Figura 60, 61, 62).

**Figura 60**

Diferenciación entre fuentes y sumideros en una planta. Según su función o su estado de desarrollo una parte u órgano de una planta será fuente o sumidero de fotoasimilados.



Nota. Adaptado de (<https://slidetodoc.com/unidad-didctica-nmero-5-transporte-en-las-plantas/>)

**Figura 61**

Esquema donde se muestra la diferencia de función entre los órganos fuente y los sumideros. También se indican los principales órganos de la planta que actúan como fuente o como sumidero.



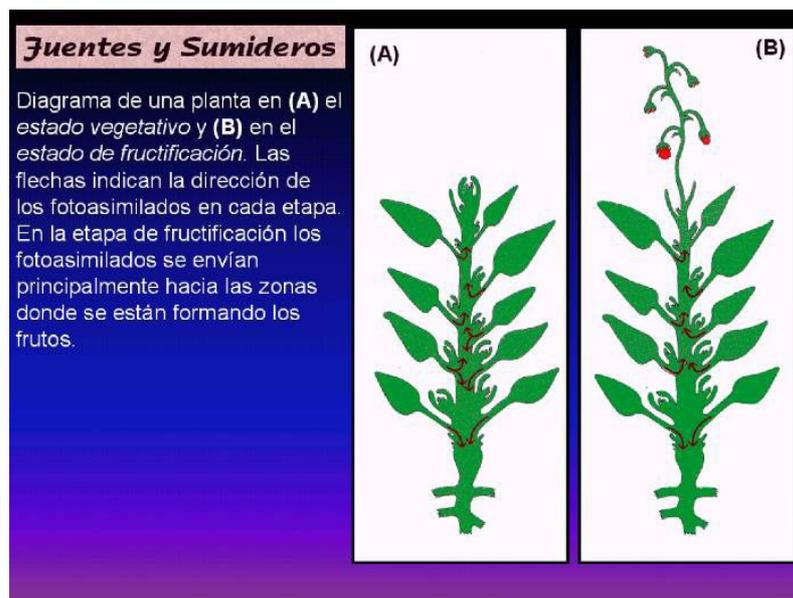
Nota. Adaptado de ([http://www.euita.upv.es/varios/biologia/Temas/tema\\_13.htm](http://www.euita.upv.es/varios/biologia/Temas/tema_13.htm))

### ¿Cuál es la importancia de los áfidos en la investigación sobre la función del floema?

Mucha información interesante del movimiento de sustancias en el floema proviene de estudios realizados con áfidos: pequeños insectos que chupan los jugos de las plantas. La mayoría de las especies de áfidos se alimentan del floema. Cuando estos áfidos insertan sus piezas bucales modificadas, o estiletes, dentro del tallo u hoja, los extienden hasta que sus puntas perforan un tubo criboso de conducción. La presión de turgencia de los tubos cribosos fuerza entonces la savia del tubo criboso a pasar a través del aparato digestivo del áfido y a salir al exterior por su extremo posterior en forma de gotitas azucaradas. Si los áfidos que se alimentan son anestesiados y separados de sus estiletes, suele continuar la exudación durante muchas horas. La exudación de los tubos cribosos se puede recolectar de los extremos cortados de los estiletes con una micropipeta. Los análisis de exudaciones obtenidas de esta manera revelan que la savia de los tubos cribosos contiene de un 10 a un 25 por ciento de materia seca que en la mayoría de las plantas el 90% de ella es azúcar, principalmente sacarosa. Bajas concentraciones (menos del 1 por ciento) de aminoácidos y otras sustancias nitrogenadas están también presentes (Figura 63, 64).

#### Figura 62

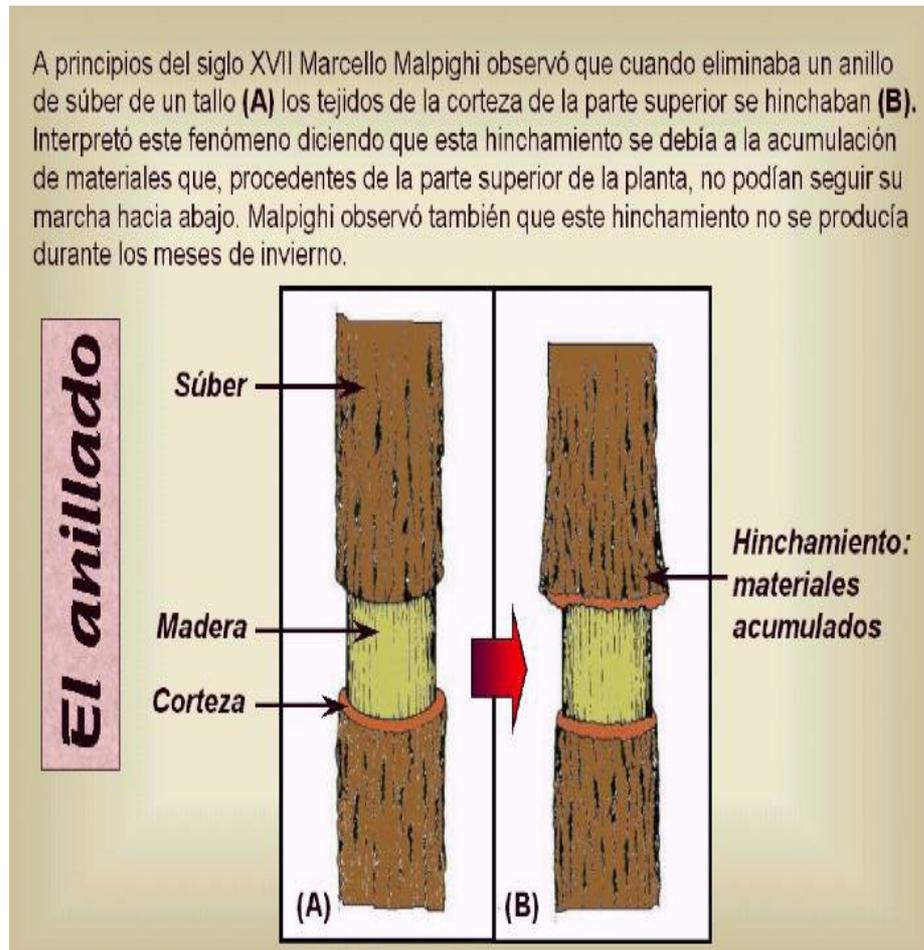
Diagramas de una planta en (a) estado vegetativo y (b) estado fructífero. Las flechas indican la dirección del transporte de fotoasimilados en cada estado.



Nota. Adaptado de ([http://www.euita.upv.es/varios/biologia/Temas/tema\\_13.htm](http://www.euita.upv.es/varios/biologia/Temas/tema_13.htm))

**Figura 63**

*El anillado. Cuando de un tallo se extrae un trozo de corteza en forma de anillo (a), los tejidos por encima del corte se abultaban (b). Este fenómeno se debe a un crecimiento nuevo de la madera y tejidos de la corteza estimulado por una acumulación de alimento que se desplaza hacia abajo desde las hojas y que queda interceptado en el anillo. Este fenómeno no se produce durante los meses de invierno.*

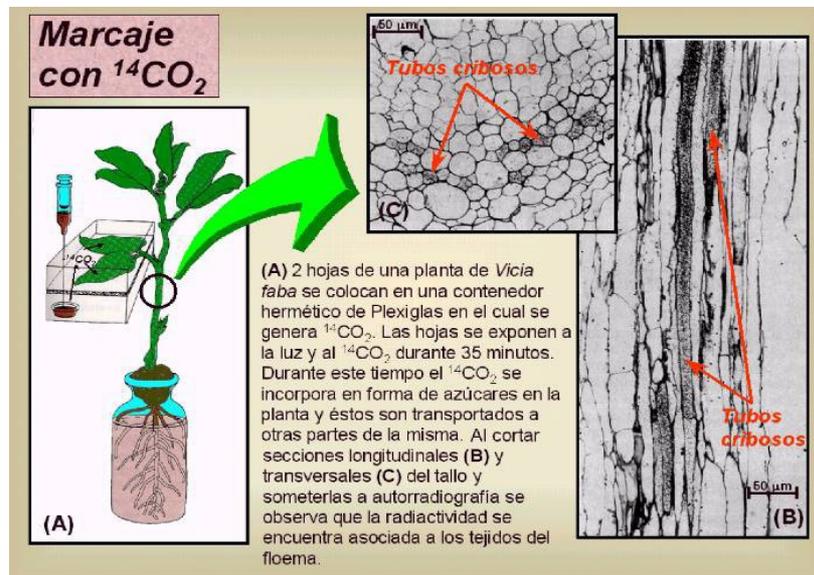


*Nota.* Adaptado de (<https://biblioteca.unu.edu.pe/wp-content/uploads/2016/06/LIBRO-P4.pdf>)

Los datos obtenidos de estudios que utilizan áfidos y marcadores, radiactivos indican que, en el floema las velocidades del movimiento longitudinal de los productos son particularmente rápidas. Por ejemplo, en una serie de experimentos que utilizaron estiletes de áfido cortados, se estimó que la savia de los tubos cribosos se estaba moviendo a una velocidad de más o menos 100 centímetros por hora en las zonas de la punta de los estiletes.

**Figura 64**

*Experiencia que demuestra la existencia de los fotoasimilados recién sintetizados por una hoja en los tubos cribosos del floema. Para la misma se empleó  $^{14}\text{CO}_2$  radiactivo.*



*Nota.* Adaptado de ([http://www.euita.upv.es/varios/biologia/Temas/tema\\_13.htm](http://www.euita.upv.es/varios/biologia/Temas/tema_13.htm))

**Figura 65**

*Un áfido alimentándose sobre un tallo. El áfido introduce su estilete (pieza bucal modificada) hasta los tubos cribosos del floema. La presión a la que se encuentra la corriente de asimilación hace que parte del fluido floemático se introduzca a través del estilete hasta el tubo digestivo del áfido, llegando incluso a salir por el extremo distal del mismo. En el dibujo puede verse emergiendo una gotita de líquido azucarado. Tomando muestras de estas gotitas se puede analizar la composición del líquido floemático.*



*Nota.* Adaptado de (<https://biblioteca.unu.edu.pe/wp-content/uploads/2016/06/LIBRO-P4.pdf>)

### ***¿Cuál es la naturaleza de las sustancias transportadas por el floema?***

Si se quiere analizar la solución de sustancias asimiladas transportadas en el floema, se requiere savia elaborada (o descendente). Esta se puede obtener raspando la corteza de un árbol. Particularmente pura se puede conseguir mediante el método del pulgón (áfido) que acabamos de comentar en el párrafo anterior.

La savia elaborada es una solución muy concentrada con un contenido de materia seca de 50 a 300 g/l. El 90% de la materia seca de la savia elaborada corresponde a azúcares, particularmente sacarosa. En otras plantas también se encuentran otros oligosacáridos, por ejemplo, rafinosa y estaquinoso, así como alditos. Los monosacáridos (por ejemplo, glucosa, fructosa) no se transportan. También, la savia elaborada contiene aminoácidos, amidas, nucleótidos, ácidos orgánicos e iones inorgánicos (no  $\text{Ca}^{2+}$ ). Los pulgones y otros parásitos requieren los azúcares y otros compuestos acompañantes, como compuestos nitrogenados, en cantidades equilibradas. Por eso cuando toman la alimentación descrita, el exceso de azúcar lo exudan en forma de “melaza” (Tabla 6, 7) (Figuras 65,66, 67).

**Tabla 5**

*Ejemplos de velocidades medidas en el floema en distintas especies vegetales.*

Velocidades de Translocación	
Organismo	Velocidad (cm/hr)
Tallo de <i>Picea</i>	13.2
Tallo de <i>Pinus</i>	48
Tallo de <i>Fraxinus</i>	48
Tallo de <i>Ipomoea</i>	72
Tallo de <i>Ulmus</i>	120
Hoja de <i>Triticum</i>	168
Tallo de <i>Heracleum</i>	210
Tallo de <i>Helianthus</i>	240
Hoja de <i>Zea</i>	660

*Nota.* Adaptado de (<https://biblioteca.unu.edu.pe/wp-content/uploads/2016/06/LIBRO-P4.pdf>)

**Tabla 6**

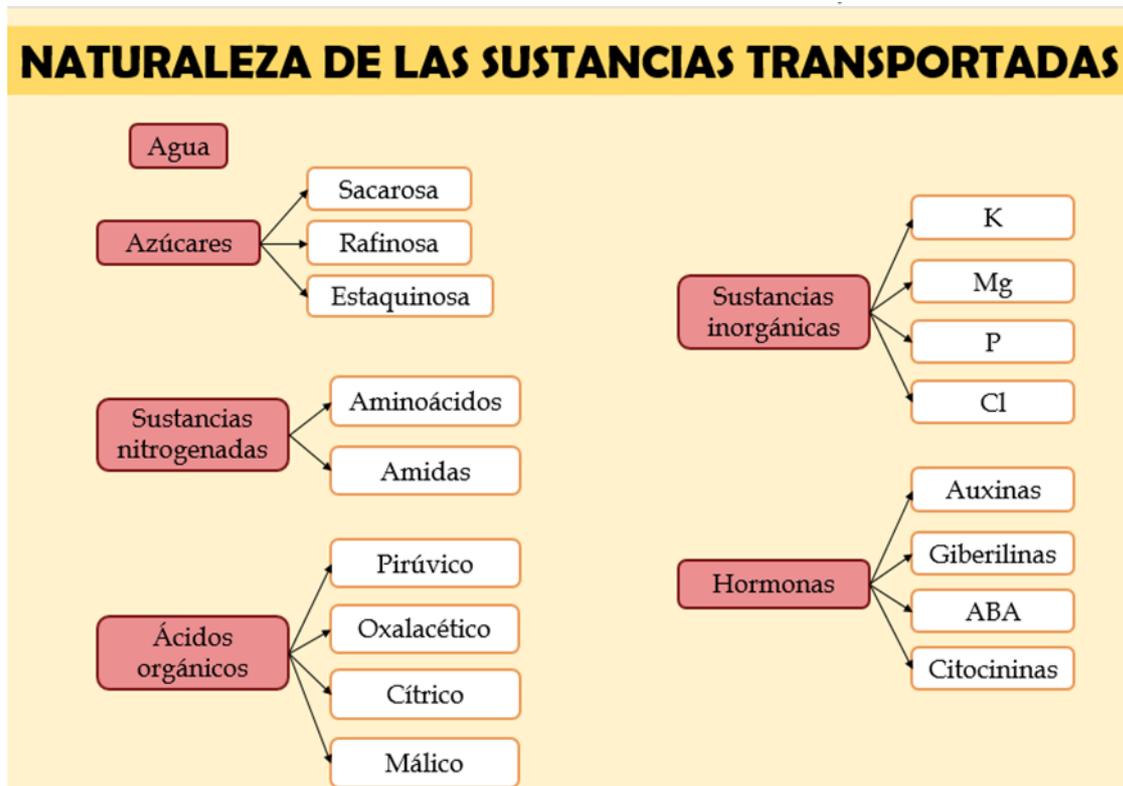
Ejemplo de la composición del fluido floemático del ricino (*Ricinus communis*)

Concentración de los principales componentes del contenido floemático del ricino ( <i>Ricinus comunnis</i> )	
Componente	Concentración (mg/ml)
Materia seca total	100-125
Sacarosa	80-106
Aminoácidos	5.2
Ácidos orgánicos	2.0-3.2
Proteínas	1.4-2.2
Potasio	2.3-4.4
Cloruro	0.35-0.67
Fosfatos	0.35-0.55
Magnesio	0.10-0.12

Nota. Adaptado (<https://biblioteca.unu.edu.pe/wp-content/uploads/2016/06/LIBRO-P4.pdf>)

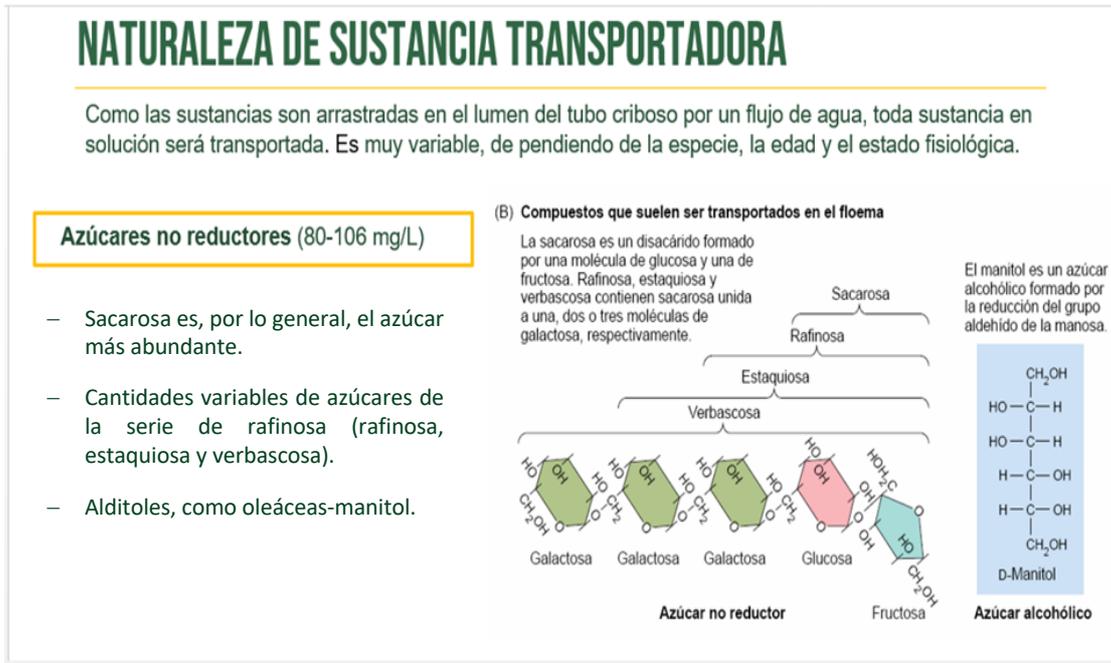
**Figura 66**

Naturaleza de las sustancias transportada.



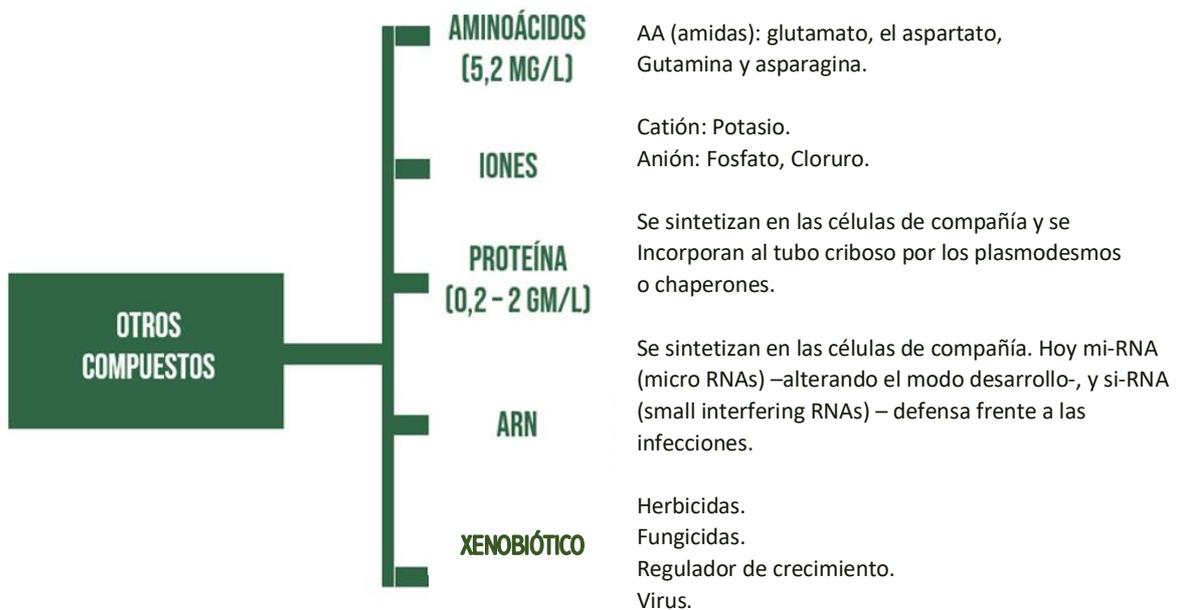
**Figura 67**

*Naturaleza de las sustancias transportadas: azúcares no reductores.*



**Figura 68**

*Naturaleza de las sustancias transportadas: concentraciones en las que se encuentran en los vasos del floema.*



### *¿Cuál es la función de la proteína P?*

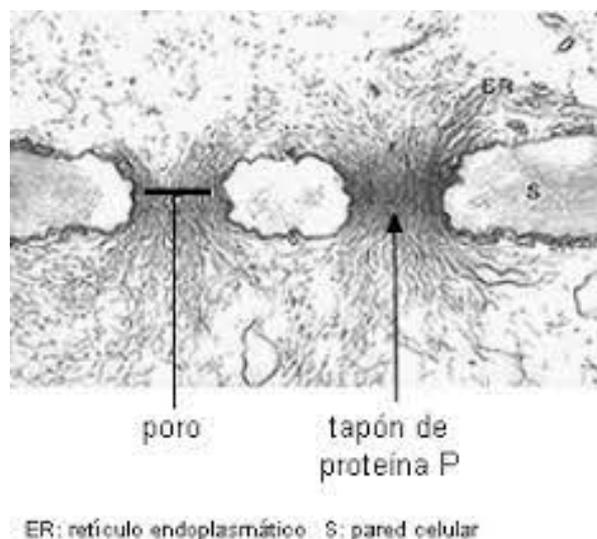
Los tubos cribosos contienen una proteína especial, la proteína P. Esta tiende a acumularse en la cercanía de las placas cribosas y no se transporta. Se supone que tapa los tubos cribosos en caso de ocurrir una lesión, impidiendo el derrame de la savia elaborada que está bajo presión (Figura 68).

### *¿Qué mecanismos explican el transporte de productos asimilables por el floema?*

A lo largo de los años se han propuesto diferentes mecanismos para explicar el transporte de productos asimilables en los tubos cribosos del floema. Probablemente el primero fue el de difusión, seguido el de corriente citoplasmática. La difusión y la corriente citoplasmática normales, del tipo que se encuentra en las células de las plantas superiores, fueron en gran parte abandonados como posibles mecanismos de translocación cuando se supo que las velocidades del transporte de asimilables (típicamente 50 a 100 centímetros por hora) eran demasiado altas para que cualquiera de estos fenómenos justificara el transporte a grandes distancias vía los tubos cribosos. Se han propuesto hipótesis alternativas para explicar el mecanismo de transporte en el floema, pero sólo una, la **hipótesis de flujo de presión**, justifica satisfactoria y prácticamente todos los datos obtenidos en estudios experimentales y estructurales del floema. Todas las otras hipótesis tienen serias deficiencias.

#### **Figura 69**

*Presencia de la proteína P en la placa cribosa.*



*Nota.* Adaptado de (<http://www.biologia.edu.ar/botanica/tema16/16-4.htm>)

### ¿Cuál es el mecanismo de transporte de solutos por el floema?

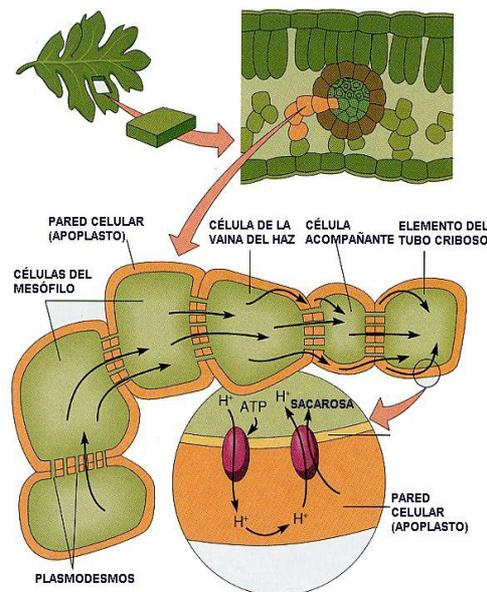
En la planta, la sacarosa producida por la fotosíntesis en una hoja es secretada activamente a los tubos cribosos menores. Este proceso activo, llamado **carga de floema**, disminuye el potencial hídrico en el tubo criboso y hace que el agua que está entrando a la hoja por la corriente de transpiración penetre en el tubo criboso por ósmosis. Con el movimiento de agua al tubo criboso de esta fuente, la sacarosa es transportada pasivamente por el agua a un sumidero, como una raíz de almacenamiento donde la sacarosa es extraída (descargada) del tubo criboso (descarga floemática). La extracción de sacarosa provoca un aumento del potencial hídrico en el tubo criboso del sumidero y el movimiento subsiguiente del agua fuera de él en ese lugar. La sacarosa puede ser utilizada o almacenada en el sumidero, pero la mayor parte del agua regresa al xilema y recircula en la corriente de transpiración.

### ¿Cuáles son las etapas de la carga floemática?

Las triosas fosfatos formadas por fotosíntesis se transportan desde el cloroplasto al citoplasma donde se convierten en sacarosa. La sacarosa se mueve desde las células del mesófilo hasta la vecindad de los elementos cribosos presentes en los pequeños vasos conductores de las hojas. Este transporte se realiza a través de dos o tres células en lo que se llama transporte a corta distancia. En la tercera etapa, denominada carga floemática, la sacarosa se incorpora en los elementos cribosos.

#### Figura 70

Descarga de solutos en las hojas.



Nota. Adaptado de ([http://www.euita.upv.es/varios/biologia/Temas/tema\\_13.htm](http://www.euita.upv.es/varios/biologia/Temas/tema_13.htm))

Dentro de los elementos cribosos, los fotoasimilados se exportan hacia las zonas sumideros: *transporte a larga distancia*. La carga floemática de los fotoasimilados requiere *energía metabólica*. En las células de los órganos fuente, los fotoasimilados se encuentran en menor concentración que la encontrada en los elementos cribosos relacionados con ellas. En la remolacha azucarera: la presión osmótica de las células del mesófilo es de unos 1.3 MPa, mientras que la medida en los elementos cribosos es de 3.0 MPa. Esta diferencia se debe fundamentalmente a la acumulación de sacarosa en los elementos cribosos. La acumulación en contra de gradiente se realiza con gasto de energía metabólica: por *transporte activo*. La vía de transporte desde las células del mesófilo hasta los elementos cribosos es parcialmente apoplástica. El camino simplástico a través de los plasmodesmos también ocurre, pero en menor proporción. La sacarosa, en su mayor parte, pasa al apoplasto en el mesófilo o más tarde, salida que es favorecida por la **concentración** de  $K^+$  en el apoplasto. Desde allí se incorpora al simplasto en la célula acompañante o en el elemento criboso por cotransporte activo, facilitado por una **ATPasa** de membrana que expulsa  $H^+$  y provoca la entrada de  $K^+$  al simplasto. Otras sustancias que se encuentran en menor concentración, como las hormonas, se cargan pasivamente.

### *¿Cómo es la descarga floemática?*

Se lleva a cabo en los órganos sumidero o consumidores. El camino desde el elemento criboso hasta la célula donde el soluto se metabolizará puede ser simplástico o apoplástico; en ambos casos, la descarga dependerá de la actividad metabólica. Si los sumideros son de almacenamiento, la vía preferida es la apoplástica y requiere consumo de energía en forma de ATP. En sumideros en crecimiento, la descarga es por vía simplástica, por difusión pasiva ya que la concentración del soluto es mayor en los elementos cribosos que en las células en crecimiento donde se consumen (Figura 69).

## ¿Cuáles son las diferencias entre una descarga apoplástica y una descarga simplástica?

**Tabla 7**

*Diferencias observadas en las descargas apoplástica y simplástica en el transporte de solutos en plantas.*

Descarga apoplástica	Descarga simplástica
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Típico de órganos de reserva.</li> <li>• La sacarosa puede salir al apoplasto y luego acumularse en las células del parénquima (ej. remolacha).</li> <li>• La sacarosa puede salir al apoplasto y ser hidrolizada enzimáticamente, y los productos se incorporan a las células del parénquima (ej. caña azúcar).</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Típico de frutos y semillas.</li> <li>• La descarga en los frutos y cubiertas seminales tiene lugar en el simplasto.</li> <li>• El embrión no tiene conexiones plasmodésmicas con los tejidos maternos, así que los azúcares anteriores se liberan al apoplasto en la cavidad seminal, y son tomados por las células del embrión o del endospermo.</li> </ul>

## ¿Quién propuso la hipótesis de flujo de presión?

Propuesta originalmente en 1927 por el fisiólogo vegetal alemán **Ernst Münch**, y modificada desde entonces, la hipótesis de flujo de presión es la explicación más extendida y aceptada del transporte de asimilables a grandes distancias a través de los tubos cribosos. Es la explicación más sencilla porque sólo depende de la ósmosis como fuerza que impulsa el transporte de asimilables. Dicho en pocas palabras, la hipótesis de flujo de presión afirma que los asimilables son transportados de fuente a sumidero a lo largo de un gradiente de presión de turgencia desarrollado osmóticamente.

## ¿Cuál es el principio fundamental de la hipótesis de Münch?

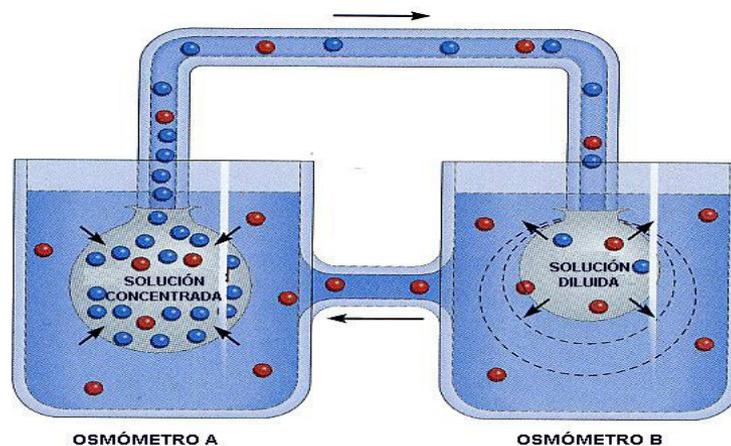
El principio fundamental de esta hipótesis se puede ilustrar con un sencillo modelo físico que consiste en ampollas, o células osmóticas, permeables sólo al agua y conectadas por tubos de vidrio. Inicialmente, la primera ampolla (A) contiene una solución de azúcar más concentrada que la de la segunda ampolla (B). Cuando estas ampollas interconectadas se meten en el agua, esta entrará en la primera ampolla por ósmosis, incrementando así su presión de turgencia. Esta presión se transmitirá a través del tubo a la segunda ampolla, haciendo que la solución de azúcar se mueva en volumen, o en masa, hacia la segunda ampolla, haciendo salir el agua de la misma. Si la segunda ampolla está conectada con una tercera que contiene una concentración de sacarosa menor que la de la segunda, la solución fluirá de la segunda a la tercera por el mismo proceso, y así indefinidamente siguiendo el gradiente de presión turgente. Nótese que la hipótesis de flujo de presión asigna a los tubos

cribosos un papel pasivo en el movimiento de la solución de azúcar a través de ellos. El transporte activo está también implicado en el mecanismo de flujo de presión; no obstante, no está directamente relacionado con el transporte a grandes distancias a través de los tubos cribosos, sino más bien con la carga y posible descarga de azúcares y otras sustancias dentro y fuera de los tubos cribosos en las fuentes y sumideros.

Una evidencia considerable indica que la fuerza que impulsa la acumulación de sacarosa (carga del floema) en la fuente es suministrada por una bomba de protones activada por ATP y mediada por ATPasa en la membrana citoplasmática, que implica un sistema de cotransporte sacarosa-protón (“simporte”). La energía metabólica necesaria para la carga y descarga es consumida por las células acompañantes o las células del parénquima que bordean los tubos cribosos, más que por los tubos cribosos. Hasta hace poco se asumía que la carga se daba a través de la membrana citoplasmática de la célula acompañante que luego transfería el azúcar a su tubo criboso asociado vía las múltiples conexiones plasmodésmicas de su pared común. Ahora parece, no obstante, que algunos tubos cribosos son capaces de cargarse ellos mismos, siendo el sitio de transporte activo sus membranas citoplasmáticas. Cualquiera que sea el caso, el tubo criboso maduro depende de su célula acompañante o de las células del parénquima vecinas para la mayoría de sus necesidades energéticas. La carga del floema es un proceso selectivo. Como se mencionó previamente, la sacarosa es con mucho azúcar más comúnmente transportado; además, todos los azúcares que se encuentran en la savia de los tubos cribosos son azúcares no reductores. Ciertos iones y aminoácidos son también cargados selectivamente al floema. (Figura 70, 71)

### Figura 71

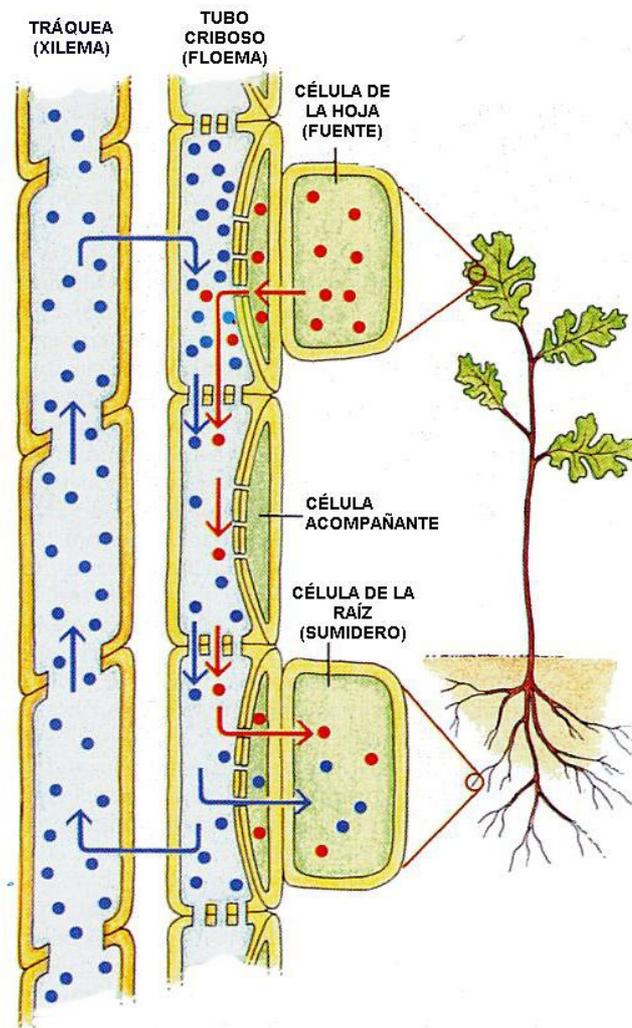
*El modelo de Münch del mecanismo básico del flujo a presión. A y B son células osmóticas. A, contiene una concentración más alta de sacarosa que B. Ambos osmómetros se encuentran sumergidos en cubetas con agua y conectados por un tubo de vidrio. El agua entra en A por ósmosis, incrementando así la presión de turgencia y empujando la solución de azúcar hacia el osmómetro.*



Nota. Adaptado de (<https://biblioteca.unu.edu.pe/wp-content/uploads/2016/06/LIBRO-P4.pdf>)

**Figura 72**

Mecanismo del flujo por presión que actúa en la planta. Los círculos grises representan moléculas de glúcidos y los negros moléculas de agua. Los azúcares fotosintetizados son cargados activamente en el tubo criboso a partir de la fuente (célula de una hoja). Con la mayor concentración de azúcar, el potencial hídrico decrece y el agua del xilema entra en el tubo criboso por ósmosis. El azúcar es extraído (descargado) en el sumidero, y la concentración de azúcar disminuye; el resultado de esto es que el potencial hídrico aumenta, y el agua abandona el tubo criboso. Con el movimiento del agua hacia dentro del tubo criboso en la fuente y hacia fuera de él en el sumidero, las moléculas de azúcar son transportadas pasivamente a lo largo del gradiente de concentración y el gradiente de presión hidrostática entre la fuente y el sumidero. A, flujo de la solución de azúcar entre la fuente y el sumidero; B, flujo de agua en la corriente de transpiración; C, flujo de agua entre el xilema y el floema en la zona fuente; y D, flujo de agua entre el floema y el xilema en la zona sumidero.

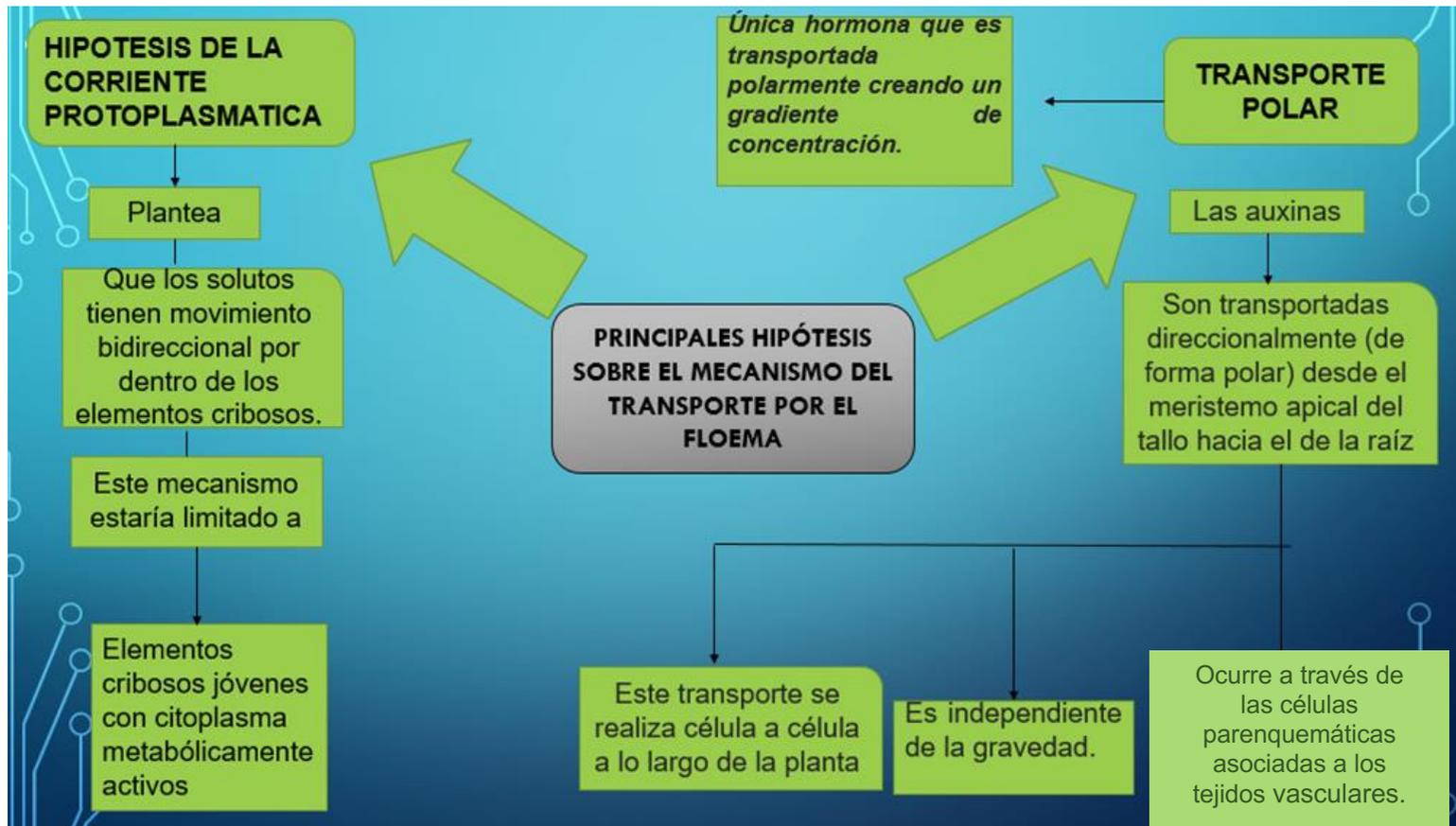


Nota. Adaptado de (<https://wikisabio.com/el-xilema-ii-2/>)

*¿Cuáles son las otras hipótesis que explican el mecanismo del transporte por el floema?*

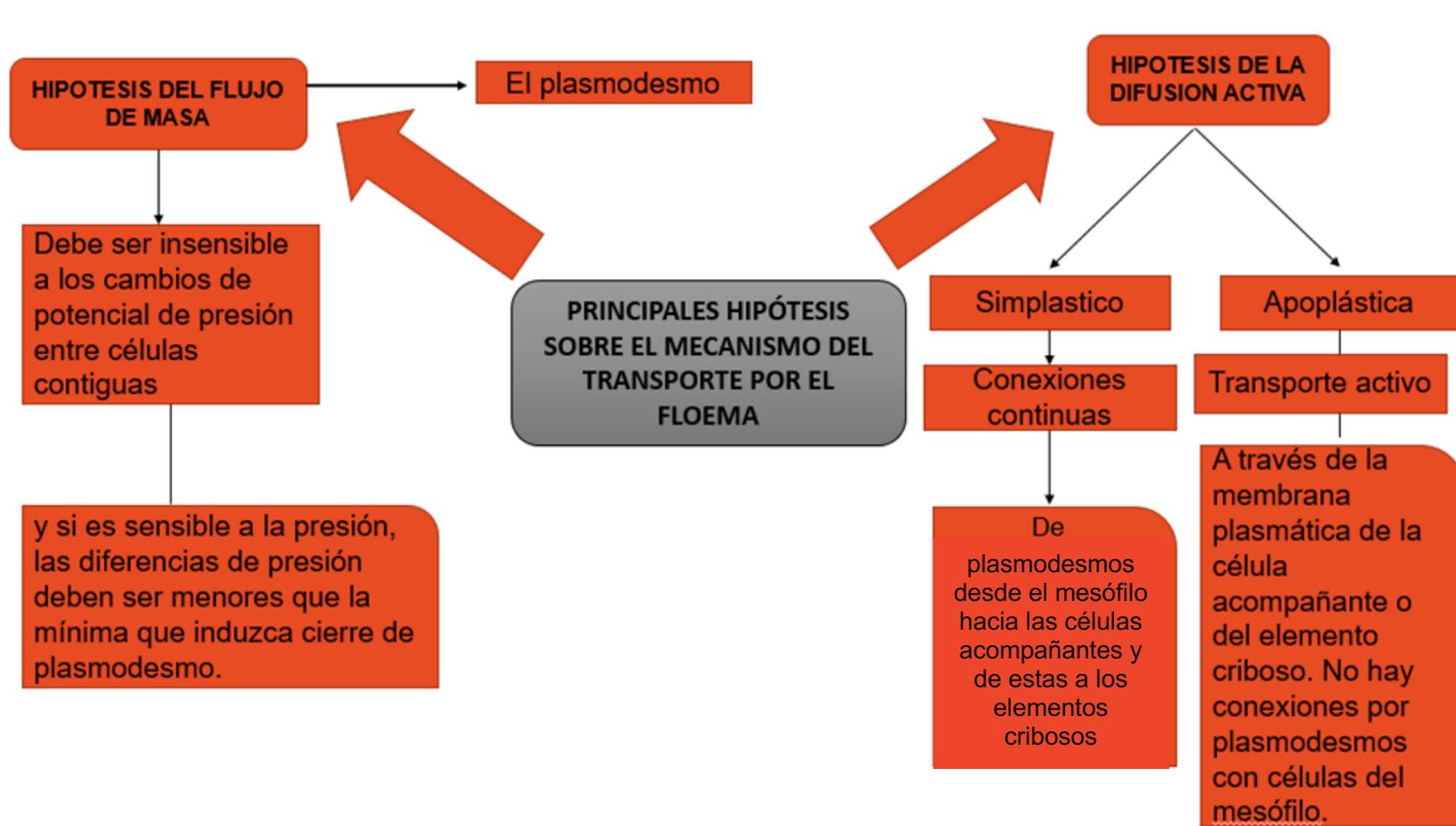
**Figura 73**

*Principales hipótesis sobre el mecanismo del transporte por el floema: Corriente protoplasmática y transporte polar.*

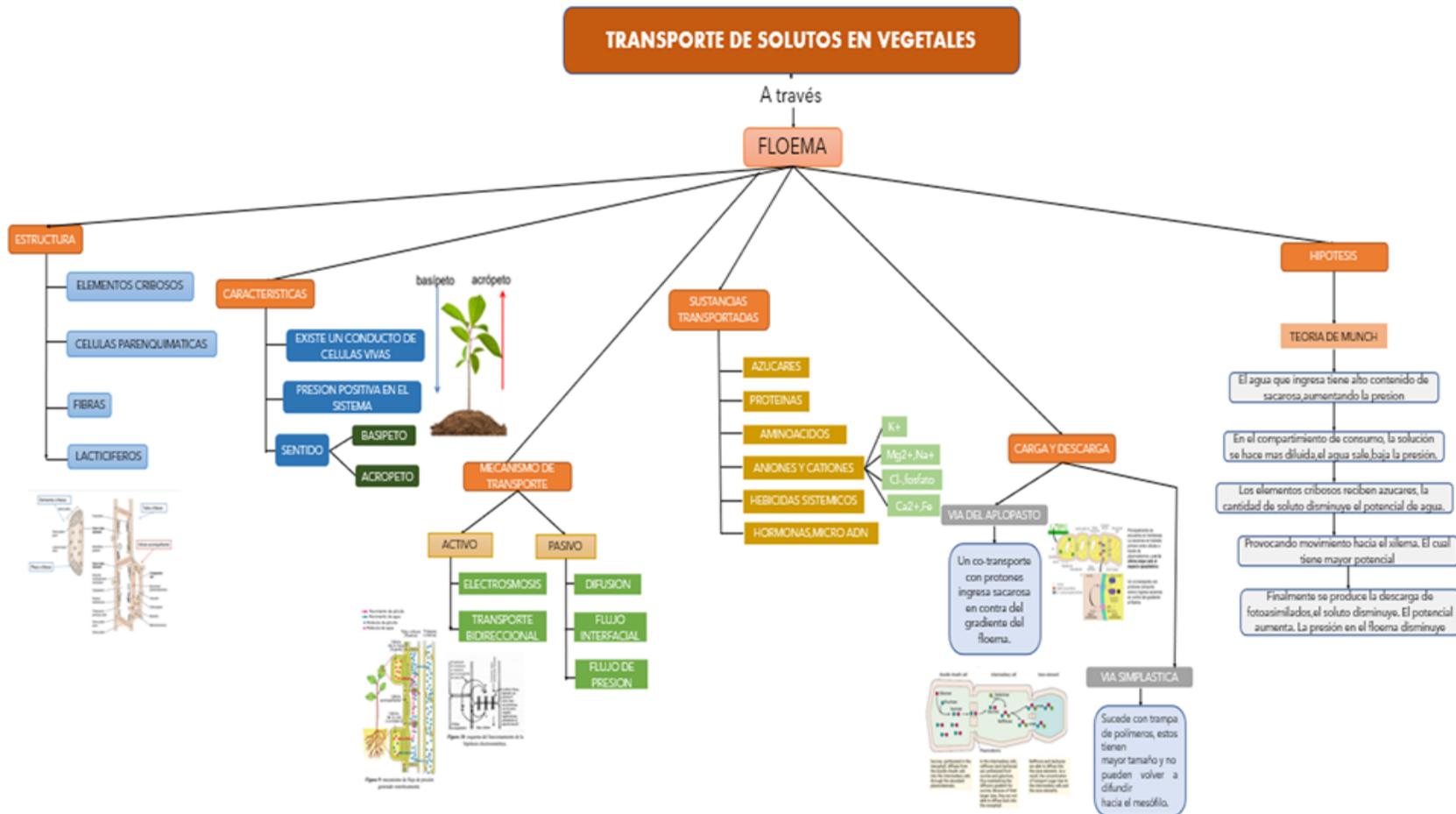


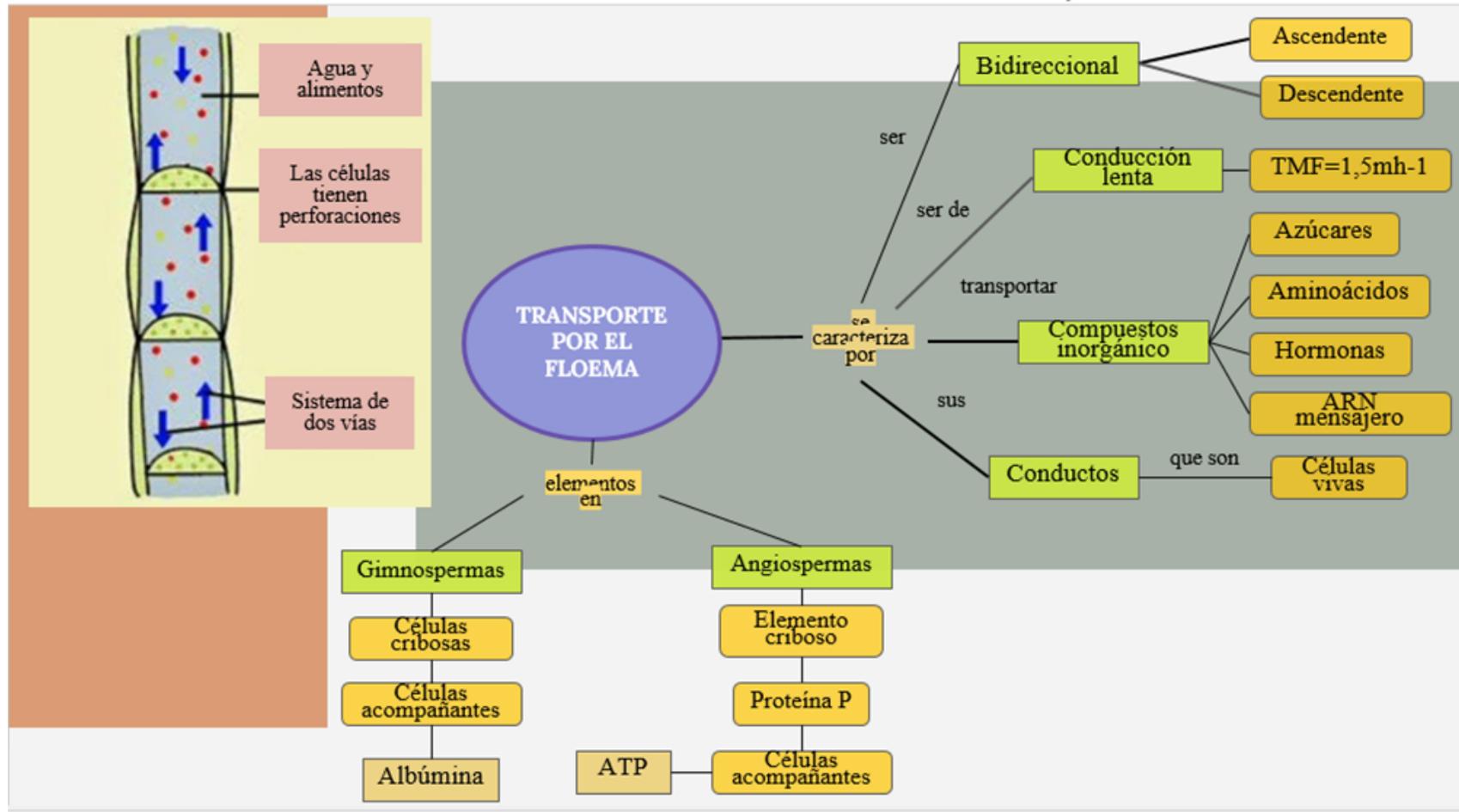
**Figura 74.**

Principales hipótesis sobre el mecanismo del transporte por el floema: flujo de masa (Münch) y difusión activada.



# Resumen





## Referencias

- Abbas, F., Mohanna, A., Al-Lahham, Gh., E. y AL-Jbawi, E. (2012). Osmotic adjustment in sugar beet plant under salinity stress. *J. Sugar Beet.*, 28(1), 37-43.
- Aguirreolea, J. (2004). Relaciones hídricas y enfermedades de las plantas. En Reigosa y col., *Ecofisiología*. Interamericana.
- Angella, G., Frias, C., y Salgado, R. (2016). *Conceptos básicos de las relaciones agua-suelo-planta*. INTA Ediciones No 93. file:///C:/Users/JULIO/Downloads/AngellaFrasSalgado.Conceptos\_bsicos\_de\_las\_relaciones\_agua\_suelo\_planta.pdf
- Argentel, L., González, L. M., Ávila, C., y Aguilera, R. (2006). Comportamiento del contenido relativo de agua y la concentración de pigmentos fotosintéticos de variedades de trigo cultivadas en condiciones de salinidad, *Cultivos Tropicales*, 27(3),49-53.
- Aroca, R., Porcel, R., y Ruiz-Lozano, J. M. (2012) Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions, *Journal of Experimental Botany*, 63(1), 43–57.
- Azcon-Bieto, J., y Talon, M. (1993). *Fisiología y bioquímica vegetal*. Interamericana McGraw- Hill.
- Azcón-Bieto, J., y Talón, M. (2008). *Fundamentos de fisiología vegetal*. Edicions Universitat de Barcelona.
- Barcelló, J.G.N., Rodrigo, B., Sabater, G.R., y Sánchez, T. (1992). *Fisiología vegetal*. (6ta ed.) Ediciones Pirámide.
- Barrientos-Priego, A., Borys, M., Trejo, C., y López-López, L. (2003). Índice y densidad estomática foliar en plántulas de tres razas de aguacatero. *Rev. Fitotec. Mex.*, 26 (4), 285-290.
- Barroso, L., y Jerez, E. (2000). Comportamiento de las relaciones hídricas en la albahaca blanca (*Ocimum basilicum* L.) al ser irrigadas con diferentes volúmenes de agua. *Cultivos Tropicales*, 21( 3), 57-59.
- Bidwell, R.G.S. (1990). *Fisiología vegetal*. AGT Editor.
- Bonadeo, E., y Cantero, A. (2017). *El funcionamiento del sistema suelo-planta: apoyo al estudio de casos*. (1a ed.). UniRío Editora. <http://www.unirioeditora.com.ar/wp-content/uploads/2018/08/978-987-688-230-9.pdf>
- Borjas, R., Rebaza, D., y Julca, A. (2015). Contenido hídrico de dos variedades de olivo (*Olea europaea* L.) en el Valle de Cañete, Lima-Perú. *Scientia Agropecuaria*, 6(3), 147-154.

- Caldeira, C. F., Bosio, M., Parent, B., Jeanguenin, L., Chaumont, F., y Tardieu, F. (2014). A hydraulic model Is compatible with rapid changes in leaf elongation under fluctuating evaporative demand and soil water status. *Plant Physiology*, 164(4), 1718–1730.
- Cañizares, A., Sanabria, M., Rodríguez, D., y Perozo, Y. (2003) . Características de los estomas, índice y densidad estomática de las hojas de lima Tahití (*Citrus latifolia* Tanaka) injertada sobre ocho patrones cítricos. *Revista UDO Agrícola*, 3(1), 59-64.
- Coudert, Y., Périn, C., Courtois, B., Khong, N., y Gantet, P. (2010). Genetic control of root development in rice, the model cereal. *Trends in Plant Science*, 15(4), 219-226.
- Curtis, H.B. (2008). *Biología. Médica Panamericana*.
- Chen H., y Jiang, J.G. (2010). Osmotic adjustment and plant adaptation to environmental changes related to drought and salinity. *Environ. Rev.*, 18, 309-319.
- Datta, S., Min, K., Pernas, M., Nuno, P., Proust, H., Tam, T., Priya V., y Dolan, D. (2011). Root hairs: development, growth and evolution at the plant-soil interface. *Plant Soil*, 346, 1-14.
- Frois de Andrade, M., Ramos-Cairo, P., y Santos, J. (2015). Water relations and photosynthesis of young coffee plants under two water regimes and different N and K doses. *Agrociencia*, 49(2), 153-161.
- Furuta, K. M., Hellmann, E., y Helariutta, Y. (2014). Molecular control of cell specification and cell differentiation during procambial development. *Annual Review of Plant Biology*, 65, 607-638.
- Gambetta, G., Fei, J., Rost, T., Knipfer, T., Matthews, M., Shackel, K., Walker, M., y McElrone, A. (2013). Water uptake along the length of grapevine fine roots. *Developmental Anatomy, Tissue-Specific Aquaporin Expression, and Pathways of Water Transport Plant Physiology* 163, 1254–1265.
- Gil Martínez, F. (1995). *Elementos de fisiología vegetal*. Ediciones Mundi-Prensa.
- Gjedde, P. M. (2001). *The plant plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase. Structure, function and regulation*. The Royal Veterinary and Agricultural University Copenhagen.
- Holttä, T., Vesala, T., Sevanto, S., Peramäki, M., y Nikinmaa, E. (2006). Modeling xylem and phloem water flows in trees according to cohesion theory and Münch hypothesis. *Trees*, 20, 67-78.
- Huang, C.-W., Domec, J.C., Ward, E. J., Duman, T., Manoli, G., Parolari, A. J. y Katul, G. G. (2017). The effect of plant water storage on water fluxes within the coupled soil-plant system, *New Phytologist*, 213(3), 1093-1106.

- Jensen, K., Lee, J., Bohr, T., Bruus, Holbrook, N., y Zwieniecki, M. (2011). Optimality of the Münch mechanism for translocation of sugars in plants. *J. R. Soc. Interface*, 8, 1155-1165.
- Kramer, P.J. (1974). *Relaciones hídricas de suelo y plantas. Una síntesis moderna*. Edutex.
- Lacointe, A., Minchin, P. (2008). Modelling phloem and xylem transport within a complex architecture. *Functional Plant Biology*, 35, 772-780.
- Larqué-Saavedra, Alfonso y C. Trejo L. (1990). El agua en las plantas. Manual de prácticas de fisiología vegetal. Editorial Trillas.
- Lira-Méndez, K., y Mayek-Pérez, N. (2006) Potencial osmótico variable en el crecimiento in vitro y la patogenicidad en frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) de *Fusarium* spp. *Rev. Mex. Fitopatol.*, 24, 88-96.
- Lira Saldivar, R. H. (2007). *Fisiología vegetal*. Editorial Trillas.
- Luttge, U., Kluge, M., y Bauer G. (1993). *Botánica*. McGraw-Hill/Interamericana de España
- Maki, K., Hanbab, Y., Shiratake, K., y Maeshima, M. (2008). Expanding roles of plant aquaporins in plasma membranes and cell organelles. *Functional Plant Biology*, 35, 1-14
- Mancilla, O., Medina, E., Ortega, H., Guevara, R., Hueso, E.M., Olguín, J., Fallad-Chavez, J., y Huerta, J. (2018). Estimación del potencial osmótico mediante diferentes formulaciones, en cuerpos de agua de Tlaxcala, Puebla y Veracruz, México. *Interciencia*, 43, (9), pp. 637-64
- Manual de Ingeniería de Suelos. (1972). *Relación entre suelo-planta-agua. Sección 15: Riego*. Editorial Diana.
- Márquez, J., Collazo, M., Martínez, M., Orozco, A., y Vázquez, S. (2013). *Biología de Angiospermas*. Editores Asociados.
- Maurel, C., Simonneau, T., y Sutka, M. (2010). The significance of roots as hydraulic rheostats. *Journal of Experimental Botany*, 61(12), 3191–3198
- Megías, M., Molist, P., y Pombal, M. (2018). *Órganos vegetales: raíz. Atlas de histología animal y vegetal*. Universidad de Vigo. <https://mmegias.webs.uvigo.es/descargas/o-v-raiz.pdf>
- Medrano, H., Bota, J., Cifre, J., Flexas, J., Ribas-Carbó, M., y Gulías, J. (2007). Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones Geográficas (Esp)*, 43, 63-84
- Micucci, F.G. (2008). *Impacto de las prácticas de manejo sobre la eficiencia de uso del agua en los cultivos extensivos de la región Pampeana, Argentina*. Separata. Universidad de Buenos Aires.

- Minchin, P., y Lacoïnte, A. (2017). Consequences of phloem pathway unloading/reloading on equilibrium flows between source and sink: a modelling approach. *Functional Plant Biology* 44, 507-514.
- Munns, R., y Gilliham, M. (2015). Salinity tolerance of crops -what is the cost? *New Phytol.* 208, 668-673.
- Opik, H., Rolfe, S.A., y Willis, A.J. (2005). *The physiology of flowering plants*. (4ta. ed). Cambridge University.
- Parés-Martínez, J., Arizaleta, M., Sanabria, M., y Brito, L. (2004). Características de los estomas, densidad e índice estomático y su variación en función a la injertación en *Annona muricata* L. y *A. montana* MADFAC. *Bioagro*, 16(3), 213-218.
- Pech, J.C., Latché, A., y Bouzayen, M. (1997). *Plant Sciences*. 3e Colloque Général. Societé Francaise de Physiologie Végétale. Toulouse.
- Pinheiro, C., António, C., Ortuño, M., Thomas-Oates, J., Ricardo, C., Vankova, R. , Hartung, W., y Chaves, M. (2009). *Water deficit: when, how and where are alterations perceived?* XVIII SEFV, Libro de Resúmenes: 101.
- Quintal, W., Pérez-Gutiérrez, A., Latournerie, L., May-Lara C., Ruiz, E., y Martínez, A. (2012). Uso de agua, potencial hídrico y rendimiento de chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.). *Revista Fitotecnia Mexicana*, 35 (2), 155-160.
- Ralf kal, D., Ribas-Carbo, M., Flexas, J., Lovisolo, C., Heckwolf, M., y Uehlein, N. (2008). Aquaporins and plant water balance. *Plant, Cell and Environment*, 31, 658–666.
- Reigosa, M.J., Pedrol, N., y Moreiros-Sánchez, A. (2004). *La ecofisiología vegetal: una ciencia de síntesis*. Paraninfo.
- Rodríguez-Pérez, L. (2006). Implicaciones fisiológicas de la osmorregulación en plantas. *Agromía Colombiana*, 24(1), 28-37.
- Salas, J., Sanabria, M., y Pire, R. (2001). Variación en el índice y densidad estomática en plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) sometidas a tratamientos salinos. *Bioagro*, 13(3), 99-10.
- Salisbury, F.B., y Ross C. W. (1994). *Fisiología vegetal*. (4ta ed.). Grupo Editorial Iberoamérica.
- Sánchez, I., Esquivel, G., López, A., Inzunza, M., y Catalán, E. (2011). Balance hídrico como fundamento para toma de decisiones en agricultura de temporal. *Agrofaz*, 11(1), 55-63
- Simposium Hispano-Portugués de Relaciones Hídricas en Plantas IX. (2008). Libro de Conferencias y Comunicaciones. Lloret de Mar (Girona) Septiembre, España.

- Sinclair, T. (2012). Is transpiration efficiency a viable plant trait in breeding for crop improvement? *Functional Plant Biology*, 39, 359–365
- Spicer, R. (2014). Symplasmic network in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distant transport. *Journal of Experimental Botany*, 65, 1829–1848
- Squeo, F. (2003). *Manual del curso relación suelo-agua-planta (SAP) para Ingeniería Agronómica*. Serie: Textos Universitarios. [http://www.biouls.cl/public\\_php/docencia/ing\\_agronomica/sap/SAP\\_manual\\_2003\\_parte\\_1.pdf](http://www.biouls.cl/public_php/docencia/ing_agronomica/sap/SAP_manual_2003_parte_1.pdf)
- Taiz, L. y Zeiger, E. (2010). *Plant physiology*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, MA.
- Thorsten, K., Besse, M., Verdeil, J., y Fricke, W. (2011). Aquaporin-facilitated water uptake in barley (*Hordeum vulgare* L.) roots. *Journal of Experimental Botany*, 62 (12), 4115–4126.
- Torres, M. (2012). *La fisiología de la absorción y conducción de agua y minerales a través del xilema en plantas vasculares y el desarrollo de la inteligencia visual y espacial como propuesta para su aprendizaje*. Tesis Maestría. Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/bitstream/handle/unal/9910/marcoantoniotorresamirez.2012.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Vadez, V., Kholova J., Medina S., Kakkera, A., y Anderberg, H. (2014). Transpiration efficiency: new insights into an old story. *Journal of Experimental Botany*, 65(21), 6141–6153.
- Vadez V., Kholova J., Zaman-Allah, M., y Belko, N. (2012). Water: the most important ‘molecular’ component of water stress tolerance research. *Functional Plant Biology*, 40(12), 1310–1322.
- Vitali, V. (2017). *Biofísica del transporte de agua en plantas: la participación de la raíz de Beta vulgaris en el ajuste hidráulico en condiciones de estrés salino*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. [https://ri.conicet.gov.ar/bitstream/handle/11336/83391/CONICET\\_Digital\\_Nro.0f95086c-bd42-4f05-b365-cb2ad97ab4ed\\_A.pdf?sequence=2&isAllowed=y](https://ri.conicet.gov.ar/bitstream/handle/11336/83391/CONICET_Digital_Nro.0f95086c-bd42-4f05-b365-cb2ad97ab4ed_A.pdf?sequence=2&isAllowed=y)
- Whalley, W., Ober, E., y Jenkins, M. (2013). Measurement of the matric potential of soil water in the Rhizosphere. *Journal of Experimental Botany*, 64, (13), 3951–3963.
- Wang, Y., Liu, F., Andersen, M., y Jesen, C. (2010). Improved plant nitrogen nutrition contributes to higher water use efficiency in tomatoes under alternate partial root-zone irrigation. *Functional Plant Biology*, 37, 175–182
- Wang, E., y Smith, C.J. (2004). Modelling the growth and water uptake function of plant root systems: a review. *Australian Journal of Agricultural Research*, 55, 501–523.

- Wu, H., Jaeger, M., Wang, M., Li, B., y Zhang B. (2011). Three-dimensional distribution of vessels, passage cells and lateral roots along the root axis of winter wheat (*Triticum aestivum*). *Annals of Botany* 107, 843–853.
- Wuest, S.B., y Lutcher, L. K. (2013). Soil water potential requirement for germination of winter wheat. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 77, 279-283.
- Yoo, C., Pence, H., Hasegawa, P., y Mickelbart, M. (2009). Regulation of transpiration to improve crop water use. *Critical Reviews in Plant Science*, 28, 410–431.
- Zekri, M., y Parsons, L. R. (1992). Salinity tolerance of citrus rootstocks. Effects of salt on root and leaf mineral concentrations. *Plant Soil* 147, 171-181.

