



Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

## **FISIOLOGÍA VEGETAL** **Curso 2018**

### **ECONOMÍA DEL AGUA**

Autores:

Prof. Adjunto Ing. Agr. Daniel O. Giménez

Prof. Adjunta Dra. Marcela Simontacchi

J.T.P Lic. MSc. Alejandra Carbone

J.T.P Dra. Virginia Luquez

J.T.P Dra. Marcela Ruscitti

J.T.P Dr. Eduardo Tambussi

Ayudante Diplomado Dr. Gustavo Gergoff

## El agua y las plantas

El agua tiene un papel fundamental en la vida de las plantas y la disponibilidad de agua determina la productividad y distribución de las especies en el planeta. El agua fluye continuamente desde el suelo, donde es absorbida por las raíces, hasta las hojas donde se evapora hacia la atmósfera. Solo una pequeña fracción del agua que fluye a través de la planta es utilizada para sostener el crecimiento y en procesos bioquímicos, el resto (aproximadamente 97%) se pierde en un proceso conocido como *transpiración*. La cantidad de agua que circula a través de la planta, por unidad de superficie de cultivo, dependerá de la oferta de agua del suelo, de las características estructurales y funcionales de la planta o el cultivo, y de las condiciones atmosféricas.

El contenido de agua de los tejidos vivos es muy elevado, entre 80 y 90% en los tejidos herbáceos. En cada momento, el estado hídrico de la planta depende del balance entre el agua que la planta absorbe del suelo y la que pierde por transpiración. Un exceso de transpiración con respecto a la absorción determina un balance hídrico negativo, generándose así una situación de déficit cuyas consecuencias dependerán de su magnitud y duración. El estado hídrico influye sobre el crecimiento y la producción de materia seca de las plantas, y por ende sobre el rendimiento de granos, forraje, madera, etc.

En las plantas superiores existe una gran variación en lo que respecta a la capacidad de extracción de agua del suelo, a la regulación de la transpiración y también, a la influencia del déficit hídrico sobre el crecimiento y el rendimiento.

Las plantas poseen mecanismos capaces, dentro de ciertos límites, de regular la tasa de absorción y de transpiración, y consecuentemente, el balance hídrico. Los controles más importantes en este sentido residen en el grado de apertura de los estomas, la modulación de la expansión foliar, variaciones en el ángulo de inserción foliar, o cambios en la relación área foliar/extensión de las raíces y, de prolongarse el período adverso, la abscisión de sus hojas.

El proceso de fotosíntesis requiere que las plantas ingresen dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) desde la atmósfera, al mismo tiempo que se exponen a la pérdida de agua. Por lo tanto los controles a la pérdida de agua influyen en la actividad fotosintética y por consiguiente en la productividad primaria neta.

## Propiedades físicas y químicas del agua

El agua presenta propiedades particulares, derivadas principalmente de su estructura polar y de la capacidad de formar uniones hidrógeno, que le permiten cumplir las siguientes funciones en las plantas:

- Es integrante fundamental de la estructura celular, en cuya solución se producen todas las reacciones metabólicas de la vida.
- Actúa como metabolito en todas las reacciones hidrolíticas y como fuentes de protones y electrones, en el proceso fotosintético.
- Traslada, en un flujo continuo, los iones inorgánicos absorbidos por las raíces, hasta los distintos tejidos de la planta.
- Las sustancias, producto del metabolismo de las células, se desplazan con el agua en solución de un punto a otro (azúcares, aminoácidos, hormonas, etc.)
- Mantiene la turgencia tisular, sosteniendo la arquitectura de las plantas herbáceas.

La magnitud de las fuerzas intermoleculares en el agua deriva de la estructura de la molécula: un átomo de oxígeno unido covalentemente a dos átomos de hidrógeno con un ángulo de unión H-O-H de  $105^\circ$  (Fig. 1). El átomo de oxígeno, fuertemente electronegativo, tiende a

mantener los electrones del enlace covalente alejados de los átomos de hidrógeno generando una carga parcial negativa en el oxígeno y una carga parcial positiva para los hidrógenos. La polaridad en la molécula de agua genera atracciones electrostáticas entre moléculas conocidas como uniones hidrógeno.

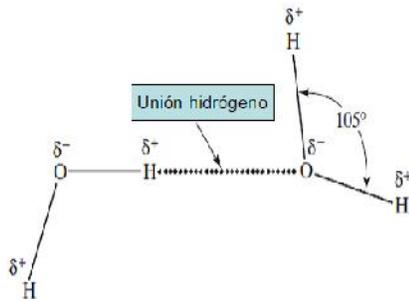


Figura 1: Estructura del agua. La molécula es un dipolo que forma uniones hidrógeno con otras moléculas.

El agua actúa como disolvente de un gran número de sustancias, principalmente iones y solutos polares, debido en parte a su tamaño reducido y a su elevada constante dieléctrica. El agua reduce las interacciones entre macromoléculas, como proteínas y ácidos nucleicos, contribuyendo a mantenerlas en solución.

Las interacciones intermoleculares en el agua dan como resultado una elevada capacidad calorífica y un alto calor latente de vaporización, importantes para atenuar fluctuaciones de temperatura en las plantas expuestas a la radiación solar: se requiere una gran cantidad de energía para incrementar la temperatura del agua o para producir su pasaje a estado gaseoso. La atracción entre moléculas en el estado líquido se denomina cohesión, y la interacción entre un líquido y un sólido adhesión. Además como las interacciones agua-agua son mayores que las que se originan por la interacción agua-aire, en las interfaces agua-aire se requiere energía para incrementar una superficie de agua y esto se conoce como tensión superficial. La cohesión de moléculas de agua entre sí, la adhesión de moléculas de agua a las paredes celulares y la tensión superficial dan origen a un fenómeno conocido como capilaridad.

En el xilema las columnas de agua se encuentran sometidas a **tensión**, esto es una presión negativa. Las uniones intermoleculares de hidrógeno permiten resistir la tensión evitando la ruptura de las columnas de agua en los tubos del xilema, lo cual es importante para el movimiento continuo de agua desde la raíz a través de la planta y hacia a la atmósfera durante la transpiración.

## Movimiento del agua

La **difusión** es un proceso espontáneo que lleva al movimiento neto de una sustancia desde una región de mayor concentración a otra en la cual se encuentra en menor concentración. Se lleva a cabo tanto en fase líquida como gaseosa. La difusión es un resultado del movimiento térmico aleatorio de las moléculas.

Fick en 1855 describió que el movimiento de moléculas eléctricamente neutras desde un lugar de mayor concentración a uno de menor concentración es directamente proporcional al gradiente de concentración (cambio de concentración en función de la distancia).

$$J_j = -D_j \frac{\partial c_j}{\partial x}$$

Ecuación de Fick: J es la cantidad de sustancia que se mueve por unidad de tiempo, el signo negativo relaciona un flujo positivo cuando la concentración disminuye, D es el coeficiente de difusión para la especie considerada.

Si consideramos un soluto pequeño en solución acuosa, por ejemplo un aminoácido o monosacárido con un coeficiente promedio de  $1 \times 10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ , le demandará 0,6 s recorrer una distancia equivalente a un diámetro celular (50  $\mu\text{m}$ ). La difusión es un modo de transporte relativamente rápido cuando se consideran distancias subcelulares. Sin embargo, ¿Que sucederá si la distancia a recorrer es de 1 m? la misma sustancia tardaría aproximadamente 8 años en recorrer esa distancia. Por lo que, por ejemplo en un árbol el movimiento de los nutrientes por difusión no resulta adecuado para sustentar el crecimiento.

Las membranas celulares representan una barrera de permeabilidad selectiva, permiten el pasaje de agua así como de otras sustancias de pequeño tamaño mientras que el pasaje de sustancias de gran tamaño o eléctricamente cargadas es muy dificultoso. Si la concentración de solutos es mayor en el interior de la célula que en el ambiente que la rodea, el agua ingresará a la célula pero los solutos se verán imposibilitados de salir (en las células vegetales la expansión del volumen celular esta mecánicamente restringido por la presencia de la pared celular). El movimiento neto de agua a través de una membrana de permeabilidad selectiva se denomina *ósmosis*.

## Potencial agua

*Todo cambio espontáneo en un sistema, a temperatura y presión constantes, ocurre en la dirección en la cual disminuye la energía libre.*

$$UG = UH - T US$$

**G**= Energía libre de Gibbs, representa la capacidad para realizar trabajo (J/mol)

**H**= Entalpía (J/mol)

**T**= Temperatura absoluta (K)

**S**= Entropía del sistema (J/K mol)

Una reacción química con un  $\Delta G$  positivo (endergónica), como es la reacción global de la síntesis de glucosa a partir de  $\text{CO}_2$  y agua, requiere un aporte de energía para llevarse a cabo (en el caso de la fotosíntesis la energía proveniente del sol).

El potencial químico ( $\mu$ ) de una especie química es la energía libre de Gibbs por mol de sustancia, y es por lo tanto una variable intensiva.

Si los potenciales agua a ambos lados de una barrera son iguales el sistema se encuentra en equilibrio y no hay movimiento neto de moléculas, si los potenciales son diferentes el agua se moverá espontáneamente hacia el compartimiento donde el potencial agua es menor (Fig. 2).

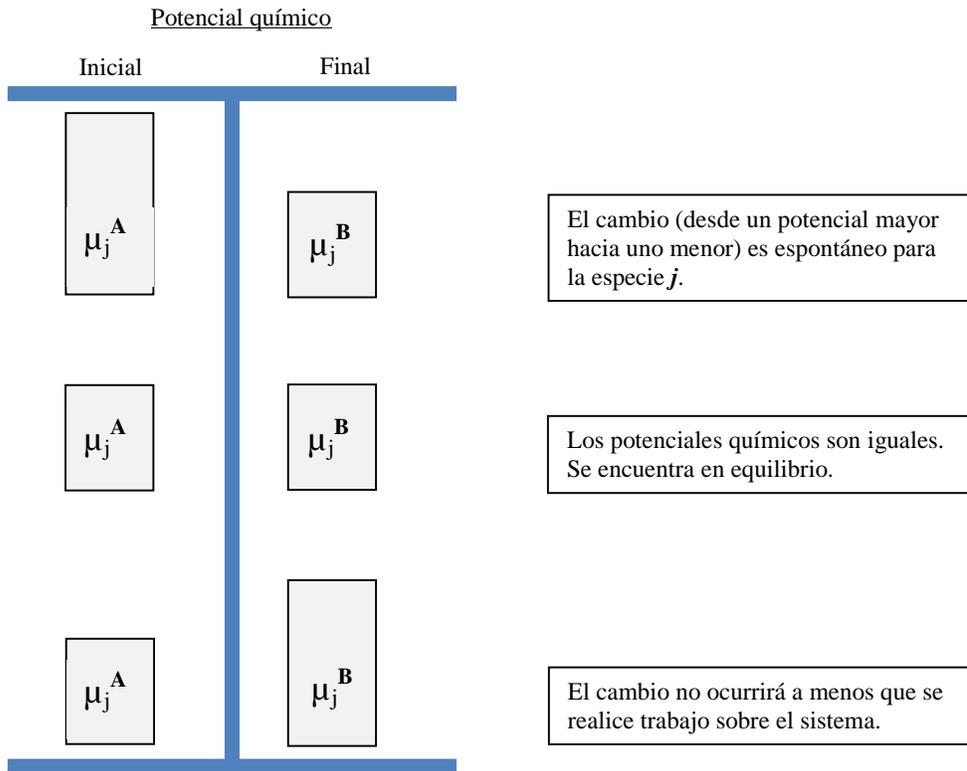


Figura 2: Cambios en el potencial químico de una especie  $j$  que acompañan la transición desde un estado inicial **A** a un estado final **B**.

Todos los procesos en la naturaleza, incluyendo el movimiento de agua, ocurren a expensas de una fuerza impulsora representada por gradientes de energía libre. A continuación se describen los factores que influyen sobre la **energía libre del agua**, y por lo tanto sobre el **potencial químico del agua**.

El potencial hídrico, utilizado por los fisiólogos, se representa con la letra griega  $\psi$ , y se describe como la diferencia entre el potencial químico del agua en la muestra ( $\mu$ ) y el potencial químico de referencia ( $\mu^0$ ) dividido por el volumen molar del agua ( $V$ ):

$$\psi = \frac{\mu - \mu^0}{V}$$

Esta ecuación queda expresada en unidades de energía o trabajo por unidad de volumen, resultando en unidades de presión comúnmente utilizamos MPa.

É resulta afectado por los siguientes factores: concentración de solutos, presión, temperatura y gravedad. En el caso del potencial químico de sustancias con carga (iones) se debe considerar la influencia del potencial eléctrico y se denomina potencial electroquímico.

Se considera como referencia que el  $\psi$  del agua pura es cero a temperatura ambiente y a la presión atmosférica estándar.

El potencial agua puede ser considerado como la suma de los componentes individuales:

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

### ***-Potencial soluto o potencial osmótico***

El término  $\Psi_s$  representa el efecto de los solutos disueltos en una solución sobre el potencial agua. La presencia de solutos disminuye el potencial agua. Independientemente del tipo de soluto un aumento en la concentración provoca una disminución del potencial agua. Para soluciones diluidas y considerando solutos que no se disocian, el potencial osmótico está representado por:

$$\psi_s = - R T c \quad (\text{Ecuación de Van't Hoff})$$

**R** = constante de los gases (8,32 J/mol K o 0,0083 kg MPa/mol K)

**T** = Temperatura absoluta (K)

**c** = concentración del soluto (mol/kg de solvente, en soluciones diluidas se utiliza mol/L de solución)

Ejemplo: para una solución 1 molal de sacarosa a 273 K, el valor del potencial soluto será de **- 2,26 MPa**.

### ***-Potencial de presión (potencial de turgencia)***

El término  $\Psi_p$  representa el efecto de la presión hidrostática sobre la energía libre del agua. El valor de  $\Psi_p$  es cero para el agua pura contenida en un vaso a la presión atmosférica. Una presión positiva aumenta el potencial agua. Las presiones positivas surgen dentro de las células como consecuencia de la presión de turgencia ejercida por las paredes celulares. Las presiones negativas, se desarrollan en los conductos del xilema y se denominan *tensión*. En este último caso las paredes rígidas de los conductos del xilema resisten la deformación evitando que colapsen.

### ***-Potencial gravitacional***

El potencial gravitacional  $\Psi_g$  representa el componente de gravedad que causa que el agua descienda y depende de la altura del agua por sobre el estado de referencia. Este componente generalmente no es tenido en cuenta para análisis de transporte de agua entre células.

$$\psi_g = \rho g h$$

$\rho$  = densidad del agua (g/cm<sup>3</sup>)

$g$  = aceleración por gravedad (9,81 m/s<sup>2</sup>)

$h$  = altura (m)

El valor de  $\rho g$  tiene un valor de 0,01 MPa por lo que el agua a 10 m de altura contribuye en incrementar el potencial agua en 0,1 MPa.

### ***-Potencial mátrico***

Cuando se consideran sistemas como suelos muy secos, o tejidos vegetales con bajo contenido de agua (por ejemplo las semillas) se toma en cuenta el componente de potencial

mátrico ( $\psi_m$ ) originado como consecuencia de la existencia de películas de agua muy finas (una o dos moléculas de espesor) unidas a superficies sólidas por interacciones electrostáticas. La disminución de la energía libre por adsorción se produce por la presencia de micelas de arcilla (en el suelo), proteínas o mucílagos (en tejidos de plantas suculentas).

El potencial agua en las células vegetales queda determinado, en la mayoría de los casos, por el potencial osmótico y el potencial de presión por lo tanto la ecuación utilizada se simplifica a:  $\Psi_{\text{cel.}} = \Psi_s + \Psi_p$

En resumen se puede establecer que:

1. La dirección del movimiento del agua es de  $\psi$  altos a otros más bajos o de  $\psi$  positivos a menos positivos o negativos.
2. El aumento de la temperatura y la presión elevan el  $\psi$  y el agregado de un soluto, un coloide o la acción de una tensión lo disminuyen.
3. El valor de  $\psi$  del agua pura se considera de manera arbitraria igual a cero (por convención).

### Diagrama presión-volumen

Una característica importante de las células vegetales es la presencia de la pared celular, lo que contribuye a la rigidez y estabilidad mecánica en tejidos no lignificados y resulta esencial para el crecimiento celular y otros procesos fisiológicos.

En una célula vegetal pequeños cambios en el volumen causan importantes variaciones en la presión de turgencia. El diagrama de Höfler muestra las interrelaciones entre el potencial de presión, el potencial soluto y el potencial hídrico a medida que el volumen del protoplasto se modifica para una célula sumergida en agua (Fig. 3).

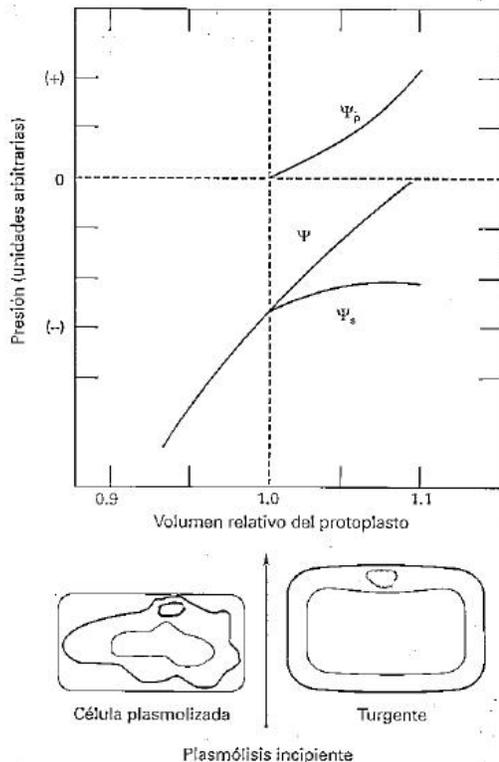


Figura 3: Diagrama de Höfler. Al volumen celular en estado de plasmólisis incipiente se le asigna un volumen relativo de 1. En plasmólisis incipiente el potencial de presión es cero ( $\Psi_p$ ). En plena turgencia el potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) es contrarrestado por el potencial de presión, y el potencial hídrico de la célula es cero.

**Acuaporinas:** reguladores importantes del transporte de agua.

En el año 2003 Peter Agre recibió el Premio Nobel por el descubrimiento de las acuaporinas: proteínas intrínsecas de membrana, presentes en varios tejidos, que poseen canales a través de los cuales difunde el agua, y también otras moléculas como por ejemplo el CO<sub>2</sub>. La actividad de estas proteínas se encuentra muy regulada, tanto a nivel de expresión según el tipo celular o tejido, y por factores como luz, ritmo circadiano, y hormonas. El poro a través del cual pasa el agua puede ser abierto o cerrado rápidamente a través de fosforilación. Dado que el agua difunde más rápidamente a través de los canales que por la bicapa lipídica, las acuaporinas actúan facilitando los movimientos de agua entre células y son por ejemplo responsables de los cambios rápidos de turgencia en las hojas de *Mimosa pudica*. Las acuaporinas facilitan la difusión sin cambiar la dirección en la cual se produce el transporte.

## Transpiración

La transpiración es un proceso que se rige por leyes físicas. El agua fluye a través de las plantas como una columna continua de agua. La energía para mover esta columna de agua proviene, en última instancia de la radiación solar, que produce la evaporación de agua en la superficie de la hoja. A medida que el agua se evapora en la superficie de la columna se ejerce una tensión que provoca que el agua ingrese en la parte basal. Este movimiento de agua, que responde a un proceso físico y no biológico, se debe a las propiedades particulares del agua, principalmente la cohesión.

Las plantas incorporan el CO<sub>2</sub> necesario para la fotosíntesis desde la atmósfera y esto las expone al mismo tiempo a un riesgo de deshidratación, estas demandas contrapuestas hacen necesaria la presencia de mecanismos para maximizar la captación de CO<sub>2</sub> mientras que se limita la pérdida de agua, controlando la pérdida de agua por las hojas y reponiéndola desde el suelo. La entrada de agua a la planta se realiza fundamentalmente por las raíces. La mayor cantidad se absorbe por la región pilífera, pero también se incorpora a la planta por la región apical de la raíz y por las zonas suberificadas que presentan discontinuidades. La zona pilífera presenta una gran superficie de absorción. Los vasos han perdido su contenido celular y los tabiques, ofreciendo así una vía eficiente para el traslado de agua hacia la parte aérea. El contacto entre la superficie de la raíz y el suelo es muy importante para la absorción de agua. Este contacto se ve incrementado por el crecimiento radical y la presencia de pelos radicales. Estos últimos incrementan la superficie de absorción de la raíz y absorben agua e iones desde la solución del suelo. El suelo que rodea las raicillas va reduciendo gradualmente su contenido de agua si no se repone por la lluvia o el riego. El crecimiento permite que las raíces exploren nuevas zonas del suelo con agua disponible asegurando así un suministro continuo a la planta.

El agua del suelo en contacto con el pelo, penetra en la pared y se mueve por tres vías:

- A través del **apoplasto**, constituido por la red tridimensional de paredes, es un movimiento por los espacios extracelulares.
- A través del **simplasto**, el agua fluye entre las células por los plasmodesmos en el sistema de citoplasmas interconectados.
- Vía transmembrana, el agua atraviesa las membranas plasmáticas en su camino hacia la corteza entrando y saliendo de las células.

Al llegar a la endodermis, la banda de Caspari (paredes celulares impregnadas con polímeros hidrofóbicos) obstaculiza el movimiento apoplástico, forzando al agua y los solutos a ingresar a través de la membrana plasmática. La permeabilidad de las raíces al agua depende

fuertemente de la expresión de las acuaporinas, y el mantenimiento de estas proteínas requiere de energía (ATP) aportada por la respiración de la raíz.

Se ha explicado antes que el agua se mueve de potenciales mayores a potenciales menores. Si entre el suelo y el xilema de la raíz existe un gradiente decreciente de potenciales, el agua se moverá en esa dirección. El potencial del suelo a capacidad de campo es de aproximadamente - 0,03 MPa, mientras que en el xilema, debido a la acumulación de sales, puede ser de - 0,15 MPa. Esta diferencia de potenciales hace que el agua se mueva del suelo al pelo radical, de éste a las células de la corteza y de éstas al xilema siguiendo un gradiente de concentración. Esta absorción de agua se ha denominado activa porque si bien la planta no gasta energía en absorber agua, si lo hace para acumular iones en el xilema, por medio de energía metabólica (ATP), creando de esa manera el gradiente de potencial entre el suelo y los vasos xilemáticos. El proceso se puede esquematizar como sigue:

SUELO	PELO RADICAL	CORTEZA	XILEMA
$\Psi = \Psi_s + \Psi_m$	$\Psi = \Psi_s + \Psi_p$	$\Psi = \Psi_s + \Psi_p$	$\Psi = \Psi_s + \Psi_p$
$\Psi = - 0,03 + (- 0,02)$	$\Psi = -0,7 + 0,6$	$\Psi = - 1,1 + 0,96$	$\Psi = - 0,16 + 0,01$
$\Psi = - 0,05 \text{ MPa}$	$\Psi = - 0,1 \text{ MPa}$	$\Psi = - 0,14 \text{ MPa}$	$\Psi = - 0,15 \text{ MPa}$



La acumulación de solutos en el xilema genera una “presión radical”, observable cuando se corta una planta joven al ras del suelo como un exudado de solución xilemática.

El agua que penetra en los vasos, por ósmosis, tiende a subir por los mismos si la diferencia de  $\Psi$  entre el suelo y el xilema se mantiene. La columna ascendente ejerce una presión, denominada presión radical. Esta presión produce un fenómeno llamado *gutación*, que consiste en la salida de agua líquida por las hojas. Es frecuente observar hojas, a la mañana temprano (en condiciones ambientales que no permiten la transpiración), en cuyos bordes penden gotas de agua (y solutos) que luego se evaporan cuando la radiación solar aumenta. En las gramíneas, el ápice de las láminas posee una estructura especial llamada *hidatodo*, conectada con el xilema, por donde sale el agua al exterior.

Esta presión, observable cuando la transpiración es baja o nula, tiene valores reducidos (0,1 a 0,2 MPa), y puede hacer ascender el agua en las plantas sólo hasta una altura de 10 a 20 metros, no explica, por lo tanto el ascenso de agua en árboles y lianas de más de 100 m de altura, por lo que es necesario introducirse en los conceptos de la *Teoría tenso-coheso-transpiratoria*.

### Teoría tenso-coheso-transpiratoria

La evaporación del agua, esto es el pasaje de agua líquida a vapor, ocurre en las paredes húmedas de las células del mesófilo que están en contacto con aire no saturado de los espacios intercelulares o expuestas directamente a la atmósfera exterior. La transpiración es un proceso inevitable que ocurre debido a la gran diferencia de potencial que por lo general, existe entre las células y la atmósfera. Si se calcula el potencial del aire según:

$$\Psi_{\text{aire}} = -1,06 \times T \times \log \frac{100}{\text{HR}}$$

donde HR es la humedad relativa a temperatura T, se observará que a menos que la HR sea del 100 %, la diferencia de potencial de la hoja ( $\psi_h$ ) y del aire es muy grande. Por ejemplo si la HR es de 90 % a 27 °C, el  $\Psi_{\text{aire}} = -14,55$  MPa

Teniendo en cuenta que en las hojas de una mesófito, el potencial de las células es de  $-1,0$  MPa aproximadamente, se podrá interpretar claramente porqué el agua se evapora de los tejidos.

El agua que impregna la pared de una célula del mesófito está retenida en su mayor parte por fuerzas mátricas. El aire colindante tiene un  $\Psi$  menor, debido a que se encuentra normalmente no saturado. Esta diferencia de  $\Psi$  entre el agua líquida de las paredes y la fase vapor adyacente, provoca la evaporación sobre sus superficies. El vapor de agua difunde por las cavidades subestomáticas y sale a la atmósfera por los estomas, y una ínfima parte por la cutícula. La existencia de la transpiración en las plantas se debe a la diferencia de  $\Psi$  entre las paredes del mesófito y la atmósfera. Para la planta es un fenómeno inevitable, pero de él depende el flujo masal de agua desde el suelo a las hojas y además permite el enfriamiento de las hojas.

El agua en la parte superior de un árbol desarrolla una importante *tensión* (presión hidrostática negativa), esta tensión “tira” del agua a través del xilema.

En un suelo con agua a capacidad de campo, las células de las hojas están muy próximas a su turgencia máxima, antes del amanecer. Cuando comienza el día, la luz provoca la apertura de los estomas y su energía, la evaporación del agua en el mesófito, por lo que el  $\Psi$  disminuye. Se crea así un gradiente de potencial agua a través de las células contiguas, nervaduras y vasos del tallo, que se extiende hasta la raíz y el suelo.

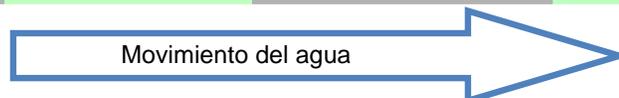
Cuando el agua se evapora en las hojas, la cantidad de agua remanente es atraída dentro de los intersticios de las paredes celulares, donde se forman interfases curvas agua-aire. El agua se adhiere a las microfibrillas de celulosa y la curvatura de estas interfases induce presiones negativas, cuanto más agua se evapora los radios de las curvaturas son menores y la presión hidrostática deviene más negativa.

El agua que penetra en la raíz es arrastrada hacia las hojas por la tensión que genera la transpiración y se mantiene la continuidad de los hilos de la masa líquida sin romperse, por las fuerzas de cohesión.

Sin la tensión que se origina en las hojas el ascenso no podría ser mayor que 10,33 m, que determina una presión de 0,1 MPa (1 atm), valor normal de la atmosférica. En el ascenso del agua hasta grandes alturas intervienen, como se ha visto, la transpiración, que genera una tensión en el xilema y la cohesión de las moléculas que forman los “hilos” del agua. Estos componentes forman parte de la *Teoría tenso-coheso-transpiratoria* que explica el flujo de agua desde el suelo hasta la atmósfera, a través de la planta a alturas mayores a 200 m.

Las diferencias de potenciales en el caso de una planta *transpirando* se esquematiza a continuación:

SUELO	PELO RADICAL	CEL. DE CORTEZA	XILEMA
$\Psi = \Psi_s + \Psi_m$	$\Psi = \Psi_s + \Psi_p$	$\Psi = \Psi_s + \Psi_p$	$\Psi = \Psi_s + \Psi_{\text{tensión}}$
$\Psi = -0,03 + (-0,02)$	$\Psi = -0,7 + 0,6$	$\Psi = -1,15 + 1$	$\Psi = -0,1 + (-0,5)$
$\Psi = -0,05$ MPa	$\Psi = -0,1$ MPa	$\Psi = -0,15$ MPa	$\Psi = -0,6$ MPa



## Cavitación

La interrupción de las columnas de agua por burbujas de aire se denomina cavitación y provoca embolias que bloquean el conducto. Las embolias disminuyen la conductancia hidráulica en la planta y conducen a limitaciones en la fijación de carbono ya que los estomas se cierran de modo de prevenir futuras cavitaciones.

Es posible detectar la cavitación con sensores de emisión acústica y experimentalmente se induce inyectando aire en los conductos del xilema. De forma natural es posible que el aire ingrese a través de las membranas que rodean los poros de los elementos vasculares o las traqueidas. Las tensiones elevadas en el xilema pueden distorsionar o dañar las membranas aumentando las posibilidades de ingreso de aire. Los ciclos de congelación-descongelación también aumentan las posibilidades de cavitación, ya que se forman pequeñas burbujas de aires durante el congelamiento que son luego liberadas cuando ocurre la descongelación, y al recuperarse la tensión en el xilema las burbujas se expanden. Otros factores ambientales que aumentan las posibilidades de cavitación son los vientos fuertes y condiciones de sequía.

## Factores que afectan la transpiración

El movimiento de agua desde las hojas hacia la atmósfera es controlado por gradientes de potencial agua. Sin embargo, el transporte en la fase vapor se realiza por difusión, por lo que la última etapa del proceso de transpiración depende principalmente de los gradientes de concentración de vapor de agua.

**-Carga energética sobre el vegetal:** La radiación solar y la temperatura afectan la intensidad de la transpiración por ser este un proceso físico. La temperatura además tiene influencia marcada sobre la humedad relativa.

**-Humedad relativa:** La tendencia del agua a evaporarse es más intensa cuanto mayor es el gradiente de presión de vapor entre las superficies húmedas de las hojas y el aire que las circunda, es decir el gradiente existente entre  $\psi_{\text{hoja}} - \psi_{\text{aire}}$ .

En el cálculo del  $\psi_{\text{aire}}$ , cuando el aire está saturado el cociente  $100/\text{HR} = 1$  y como el  $\log 1 = 0$ ,  $\Rightarrow$  el  $\psi_{\text{aire}} = 0$ , en ésta situación la transpiración es nula. Sin embargo, excepto en aire con 100 % de HR el  $\psi_{\text{aire}}$  es por lo general muy bajo (muy negativo). Por ejemplo a 20 °C y 90 % de HR es de - 14,2 MPa, y con 40 % HR a la misma temperatura es de - 123,6 MPa. Es decir, que salvo en aire saturado de humedad, el gradiente de potencial entre las hojas y el aire es muy grande.

**-Resistencia al flujo de agua:** El valor tan negativo del potencial hídrico en la atmósfera, en comparación con los valores de potencial encontrados en los tejidos, indica que el mayor gradiente de potencial de todo el sistema se encuentra en el segmento hoja-aire. En esta etapa la fuerza motriz para el movimiento de vapor de agua esta relacionada directamente con gradiente de concentración, que suele ser elevado y constante. Entonces lo que determina el flujo variable de vapor de agua en la transpiración es la resistencia a la difusión del vapor hacia el exterior. Utilizando una ecuación análoga a la Ley de Ohm se obtiene:

$$\text{Transpiración} = \frac{\psi_{\text{hoja}} - \psi_{\text{aire}}}{r_h + r_a}$$

El denominador representa las resistencias al movimiento de vapor de agua en la hoja ( $r_h$ ) y en la capa límite ( $r_a$ , capa de aire calmo que cubre la superficie foliar). La resistencia foliar incluye el movimiento de vapor a través de los estomas y la cutícula.

**Las resistencias al movimiento de agua, considerando todo el sistema, se ubican en el suelo, la raíz, el xilema, el mesófilo, la cutícula, los estomas y el aire.**

#### *RESISTENCIAS DEL SUELO ( $R_s$ )*

Cuando la rizósfera agota su contenido de agua útil, debe ser reaprovisionada por el entorno. Si la resistencia de las partículas del suelo al desplazamiento del agua (impedancia) es alta, las raíces sufrirán un estrés, a menos que su crecimiento las lleve a explorar zonas con mayor contenido hídrico. La resistencia del suelo aumenta con la disminución de agua.

#### *RESISTENCIAS DE LA RAIZ ( $R_r$ )*

Es una de las resistencias más altas al flujo del agua y se debe a los protoplastos de este órgano. Si a éstos se los destruye con agua caliente o si se elimina la raíz, cortándola en la base del tallo, y se los sumerge en un recipiente con agua, la transpiración aumenta sensiblemente.

#### *RESISTENCIAS DEL XILEMA ( $R_x$ )*

Su valor es constante y solo se modifica con el crecimiento del tallo. En las gimnospermas, cuyo xilema está constituido por traqueidas, la resistencia es más elevada, a pesar de la gran cantidad de punteaduras areoladas (50 a 300) que existen entre dos elementos continuos. En comparación con el movimiento a través de los vasos de una angiosperma, en las traqueidas el recorrido es más tortuoso.

#### *RESISTENCIAS DEL MESOFILO ( $R_m$ )*

Esta resistencia que encuentra el agua en su recorrido por el mesófilo, cuando sale de las nervaduras, es muy variable, y depende de la anatomía de la hoja. Una mayor cantidad de agua se mueve por las paredes que por los protoplastos y, en parte, en forma de vapor por los espacios intercelulares. La velocidad del flujo a través de las paredes es aproximadamente 50 veces más rápida que por los protoplastos y lo mismo sucede con el agua líquida y su vapor.

#### *RESISTENCIAS DE LA CUTICULA ( $R_c$ )*

Presenta una alta resistencia debido a la incrustación de la cutícula con sustancias hidrofóbicas, como ceras, cutina y lignina. Esta última es común en las plantas vasculares inferiores, en las hojas de las coníferas, de las gramíneas y en la de algunas dicotiledóneas, como por ejemplo, eucaliptos, laurel, cedro, etc.

#### *RESISTENCIA DEL AIRE ( $R_a$ )*

La resistencia del aire depende del espesor de la capa de aire calmo (también denominada capa límite) la cual está determinada por la velocidad del viento y el tamaño de

las hojas. Cuando la velocidad del viento es alta, el espesor de la capa de aire calmo se reduce disminuyendo la resistencia al pasaje de vapor de agua. En esta condición la pérdida de agua está controlada por el grado de apertura estomática.

### *RESISTENCIA ESTOMÁTICA ( $R_e$ )*

Dado que la cutícula que cubre las hojas es prácticamente impermeable al agua la mayor parte de la transpiración en las hojas ocurre a través de los estomas. Los cambios en la resistencia estomática son importantes ya que permiten regular el balance entre pérdida de agua e incorporación de  $\text{CO}_2$  para la fotosíntesis. Esta resistencia depende del número de estomas por unidad de área, de su geometría y del grado de apertura.

Los estomas ejercen una resistencia variable, pues depende del grado de apertura. Cerrados ofrecen una resistencia máxima, aunque no infinita, y totalmente abiertos es mínima, pero nunca nula. Entre estos dos extremos existe una amplia gama de valores. El grado de apertura estomática responde a cambios en la turgencia de las células oclusivas.

### **Estomas**

Por la mañana, si el suministro de agua es abundante y la radiación solar favorece la actividad fotosintética, existe una gran demanda de  $\text{CO}_2$  por parte de las células del mesófilo y los poros estomáticos están abiertos disminuyendo así la resistencia estomática, tanto para la difusión de agua como de  $\text{CO}_2$ . En estas condiciones la corriente transpiratoria contribuye a un rápido transporte de los nutrientes minerales desde las raíces a las partes aéreas en crecimiento y además enfría las hojas. Los estomas tienen un papel importante en la regulación térmica cuando la luz y la temperatura son elevadas, debido a que la transpiración elimina energía que de otro modo aumentaría la temperatura foliar a niveles dañinos para el metabolismo.

Los estomas se encuentran en las partes aéreas de prácticamente toda la flora terrestre. Tienden a ser más frecuentes en la superficie inferior de las hojas (abaxial) y en algunas especies de árboles solo se presentan en la superficie inferior (hipoestomáticas). En las monocotiledóneas se encuentran en ambas caras de la hoja y alineados longitudinalmente. El estoma está compuesto por un poro rodeado de dos células oclusivas o de guarda en forma de riñón o de pesas de gimnasia en las gramíneas y ciperáceas. Las células guardianas pertenecen al tejido epidérmico, las que han sufrido modificaciones, a través del proceso evolutivo, y se diferencian de las demás, son más pequeñas y no presentan plasmodesmos, por lo que el intercambio de sustancias con el medio y las otras células es por apoplasto. Las paredes adyacentes al poro, que lo delimitan, están engrosadas con respecto a las laterales que son delgadas. El aumento del grosor de la pared del poro es debido a la deposición, en ese lugar, de mayor cantidad de microfibrillas de celulosa, que se disponen transversalmente al eje longitudinal de las células, y forman "anillos". Esta disposición de las microfibrillas permite la curvatura radial hacia fuera o adentro, cuando la célula se expande o contrae en dirección del eje longitudinal. Por debajo del estoma se forma una cavidad, llamada cámara subestomática, que está en comunicación con toda la red de espacios intercelulares de los tejidos subyacentes. La cutícula recubre, también, de diversas maneras las células estomáticas según las especies, aunque con menor espesor que las otras células epidérmicas y sin ceras, y en las xerófitas reviste la cámara subestomática.

En una superficie de ostíolos (poros) que no supera el 4% de la superficie total de la hoja se llega a niveles de evaporación de agua equivalentes al 60% del agua que evaporaría una superficie libre de igual tamaño que la hoja, lo que pone de manifiesto la gran eficacia de

los estomas en el intercambio gaseoso. Esto se debe a un mayor flujo de gases por los perímetros que en el centro de un poro.

### ***Apertura y cierre estomático***

Las células oclusivas experimentan cambios metabólicos como biosíntesis de moléculas orgánicas y además acumulan grandes cantidades de  $K^+$  y  $Cl^-$ . Para esto último, toman los iones de las células próximas, accesorias o no, previo paso por el apoplasto que las une. El efecto es una fuerte disminución del potencial osmótico ( $\psi_s$ ) y como consecuencia se produce ingreso de agua, incrementando el potencial de turgencia, lo que abre el estoma. Las células oclusivas tienen un muy bajo  $\psi_s$ , entre  $-5$  y  $-10$  Mpa, especialmente con estomas abiertos. El bajo  $\psi_s$  está compensado en parte con un elevado  $\psi_p$ , dando unos valores de  $\psi_{cel}$  semejantes a los de otras células próximas.

Factores como la intensidad y calidad de luz, estado hídrico de la hoja, y concentración intracelular de  $CO_2$  son señales que actúan sobre el movimiento estomático. El ácido abscísico (una hormona) provoca un incremento del calcio citosólico (que activa cascadas de señalización), la salida masiva de iones  $K^+$  y de aniones ( $Cl^-$  y malato) desde las células guardianas provocando así el cierre de los estomas.

Una alta concentración de  $CO_2$  puede cerrar totalmente el estoma (en la mayoría de las especies ocurre entre 1.500-2.000 ppm). El significado fisiológico de esta respuesta reside en el papel que juegan los estomas en establecer un balance adecuado entre fotosíntesis y transpiración. Hay que tener en cuenta que, por ejemplo, en aire calmo la concentración de  $CO_2$  puede bajar mucho en una densa comunidad vegetal. La respuesta estomática a los cambios de concentración de  $CO_2$  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, y la estructura que detecta el cambio de concentración de  $CO_2$  es la célula oclusiva.

La apertura de los estomas al amanecer comienza cuando la irradiancia alcanza  $10-15 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ , la luz más efectiva es la azul y el umbral varía según las especies donde las C3 requieran menor flujo fotónico que las C4, incluso para lograr la máxima apertura. Un aumento de iluminación abre más los 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. Las longitudes de onda más eficaces provocando apertura de estomas son las mismas que resultan más eficaces en fotosíntesis. El efecto de la luz abriendo estomas es debido, principalmente, a que, al aumentar la fotosíntesis, disminuye la concentración de  $CO_2$ , lo que provoca apertura de estomas. Este efecto de la luz se realiza activando la fotosíntesis en el mesófilo.

Las plantas suculentas constituyen una excepción a la respuesta de la apertura estomática con la luz, ya que abren sus estomas de noche y los cierran de día.

### **Factores que afectan la transpiración**

Los factores ambientales más importantes que afectan la transpiración son: la disponibilidad de agua en el suelo, déficit de presión de vapor de agua en el aire, concentración de  $CO_2$  atmosférico, iluminación, temperatura y velocidad del viento. En tanto los factores endógenos que influyen en la intensidad transpiratoria son el área foliar, estructura y exposición foliares, resistencia estomática y capacidad de absorción del sistema radical.

Sin duda la transpiración es beneficiosa para las plantas. Por un lado el follaje absorbe energía radiante del sol y se calienta. La mayor parte (aprox. el 49 %) se emplea en la evaporación del agua de las hojas cuando las condiciones climáticas y edáficas permiten la transpiración. El calor de la hoja es así disipado en forma de vapor de agua (calor latente) reduciendo la temperatura de estos órganos hasta aproximarse a la temperatura del aire que los circunda. En ausencia de transpiración (sequía edáfica, HR del 100%) la temperatura de las hojas puede llegar a ser muy elevada si el aire se mantiene calmo, pues el calor puede disiparse solamente por reirradiación y por convección. Si en cambio sopla viento, el poco espesor de la hoja favorece la pérdida de calor, manteniendo su temperatura solo en algunos grados por encima de la del aire. En resumen, la transpiración es el factor que mantiene la temperatura de la hoja dentro de límites no letales para el citoplasma en condiciones de alta irradiación y en aire calmo.

Otro efecto importante de la transpiración es favorecer el traslado de las sales absorbidas por las raíces hacia la parte aérea. En ausencia de transpiración la absorción de iones no es afectada sensiblemente, pero el movimiento hacia las hojas es lento. Cuando la transpiración es impedida los iones absorbidos se desplazan solo según los gradientes de concentración que siguen la ley de difusión de Fick, mientras que cuando la transpiración es activa se movilizan por el xilema en un flujo masal. En esta forma de transporte, algunos iones pueden desplazarse en contra del gradiente de concentración

Es de interés mencionar que durante la noche la transpiración se reduce de manera acentuada debido al cierre de los estomas y a la menor carga energética que recibe la hoja. En este período la absorción de sales continúa pero su traslado a la parte aérea es lento.

La magnitud de la transpiración es muy variable pues depende de numerosos factores. Mediciones que se han efectuado en maíz indican que una planta de un peso seco de 200 g transpira de 2 a 4 L de agua por día. Un eucalipto de 15 años de edad puede perder varias decenas de litros de agua por día. El conocimiento de la pérdida de agua durante el ciclo de crecimiento de un cultivo es importante para el manejo del suelo en el período anterior a la siembra con el fin de preservar el agua acumulada.

## **Generación de déficit hídrico**

Cuando disminuye el agua disponible para las plantas se puede generar un déficit hídrico. La magnitud del déficit hídrico interno en una planta depende de la interacción entre el potencial agua del suelo y del desajuste que puede exigir en las marchas diarias de la absorción y transpiración de agua. La magnitud y duración de estos déficits hídricos tienen gran influencia sobre los procesos fisiológicos de las plantas, determinando modificaciones en su crecimiento y rendimiento. Resulta importante comprender cómo se generan estos déficits hídricos a los fines de evaluar su importancia en situaciones de interés agronómico.

En condiciones ambientales moderadas (temperaturas no muy altas, radiación luminosa no muy intensa, HR alta y agua en el suelo disponible), la planta mantiene un grado de turgencia favorable para el metabolismo. Suele ocurrir que, aún bajo estas condiciones, al mediodía se produzca un breve período en el cual se pierde más agua que la que se absorbe. En esta situación, provocada por lo general por la alta temperatura y radiación de esas horas, la planta sufre un desbalance denominado déficit hídrico del medio día. El síntoma más aparente es el cierre total o parcial de los estomas durante este período, que vuelve a la normalidad cuando el balance se restablece. En el verano de la región pampeana las plantas padecen muy frecuentemente este desbalance por el bajo valor del potencial aire, más que por el reducido potencial suelo, aunque como se analizó anteriormente numerosos factores determinan el potencial de la planta.

Es entonces común que durante las horas del día la pérdida supere la absorción de agua, entonces la planta sufre una marchitez temporaria. Durante la noche la situación se invierte; la ganancia restablece la turgencia debido a la pérdida menor provocada por el cierre de los estomas, la menor carga energética y la HR más alta.

Si consideramos una planta en un suelo con agua disponible (Fig. 4), a la noche la transpiración cesa debido al cierre de estomas, por lo que los potenciales agua en el suelo, raíz y hoja alcanzan valores similares (y cercanos a cero). Al amanecer los estomas se abren. La luz incidente sobre las hojas causa la apertura estomática, proveyendo la energía necesaria para la evaporación de agua. La interfase agua-aire de las paredes del mesófilo se transmite hacia los poros de menor diámetro del mismo, disminuyendo el potencial mátrico del agua en la interfase (ver carátula). Este potencial mátrico se transmite como tensión en el agua del xilema, produciéndose en consecuencia la absorción de agua por la raíz. Las resistencias al movimiento de agua en el suelo y planta determinan un desajuste entre las cantidades absorbidas y transpiradas, produciéndose un déficit hídrico. Esta diferencia se va acentuando durante la primera parte del día debido a la creciente demanda atmosférica. El bajo potencial agua en la hoja se transmite, cada vez más amortiguado, al resto de la planta, de tal forma que  $\Psi_{\text{hoja}} < \Psi_{\text{raíz}} < \Psi_{\text{suelo}}$ . Después de promediar el día, decae la demanda atmosférica, y al declinar la tarde se produce el cierre progresivo de los estomas, disminuyendo por ambas causas la transpiración. El pronunciado gradiente de potencial agua entre hoja y suelo hace que continúe la absorción a tasa elevada y superior al de la transpiración. Gracias a esta diferencia, se va recuperando el  $\Psi_{\text{hoja}}$ , y en algún momento durante la noche se puede volver a la situación donde  $\Psi_{\text{suelo}} = \Psi_{\text{raíz}} = \Psi_{\text{hoja}}$ . El valor de potencial agua del suelo será menor al inicial, reflejando la extracción de agua producida durante el día.

La transpiración remueve agua de la hoja y su potencial agua disminuye, luego dependiendo de la velocidad de transpiración y de las resistencias involucradas, el potencial en la raíz comienza a disminuir. Este descenso no es muy pronunciado ya que existe agua disponible en el suelo. Al atardecer los potenciales vuelven a equilibrarse. Si no se resuministra agua al suelo este va decreciendo en su potencial, gradualmente, pero la planta sigue absorbiendo agua del mismo mientras se mantenga el gradiente entre el  $\psi_{\text{raíz}}$  y el  $\psi_{\text{suelo}}$ . Este gradiente permite la recuperación nocturna del estado hídrico de la planta, aunque con valores paulatinamente menores. Si la sequía edáfica se acentúa llega un momento en el cual el  $\psi_{\text{raíz}}$  es igual al  $\psi_{\text{suelo}}$ . En esta condición la inexistencia de gradiente de potencial no permite el movimiento del agua desde el suelo a la planta ni aun durante la noche. La planta aparecerá al día siguiente marchita (falta de turgencia) y la transpiración agudizará el déficit pues seguirá perdiendo agua sin absorberla. Se alcanza entonces el **punto de marchitez permanente (PMP)**. La planta no se recupera ni aún colocándola en un ambiente de 100 % de HR, pero si lo hace si se riega y se vuelve a crear un gradiente que permita la absorción radical de agua.

Si el aire es seco y la carga energética grande, la planta marchita puede desecarse y morir en lapsos relativamente cortos, dependiendo este fenómeno de la resistencia de la sequía del citoplasma que es variable según las especies.

Aun alcanzando el PMP la planta se recupera si se incorpora agua y la deshidratación celular no ha sido severa. La marchitez es permanente si persiste la situación en la cual el potencial suelo no permite la absorción de agua por las raíces. El PMP depende principalmente del potencial suelo y del potencial mátrico de la raíz, por lo tanto no se produce siempre en la misma especie con igual potencial suelo.

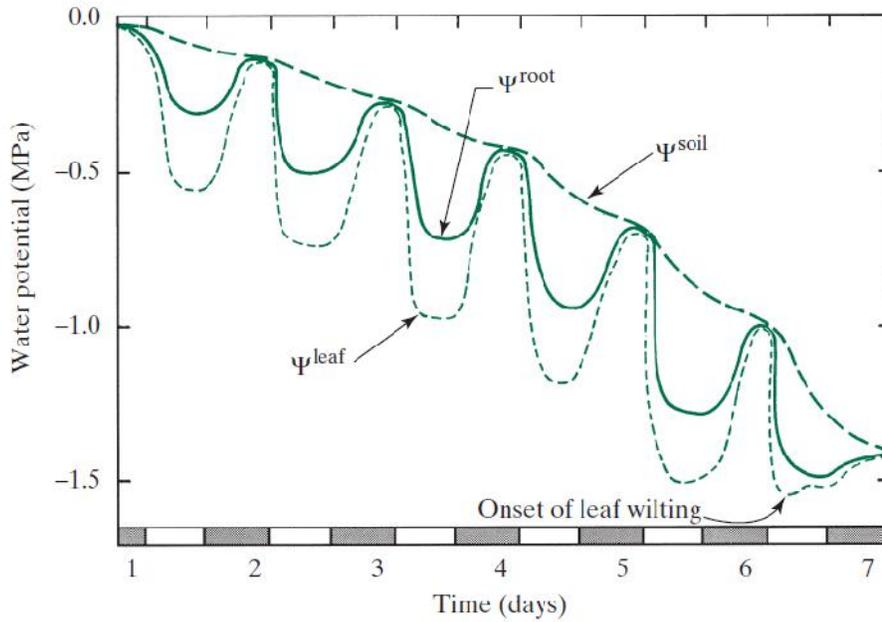


Figura 4: Representación esquemática de los cambios diarios en potencial agua del suelo, raíz y hoja de una planta inicialmente en un suelo bien provisto de agua que se deja secar a lo largo de una semana. Las zonas sombreadas representan la noche. Durante el día se producen cambios en la radiación solar, en la tasa de fotosíntesis, temperatura foliar, y también en los potenciales agua del continuo suelo-planta-atmósfera.

Superpuesto a la marcha de  $\Psi_{\text{suelo}}$ , tienen efecto las interacciones entre los ritmos diarios de absorción y transpiración (Fig. 5). Es evidente que la planta considerada ha sufrido un déficit hídrico en todo el período, variando la intensidad de ese déficit con el tiempo transcurrido, la hora del día y el órgano considerado.

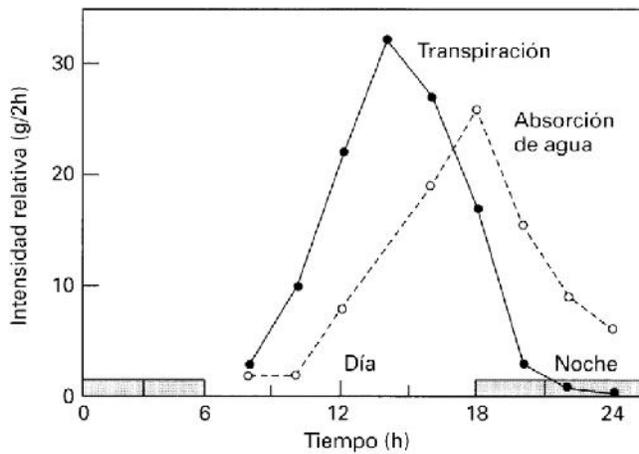


Figura 5: Relación entre absorción de agua y transpiración en el fresno.

Los términos déficit hídrico y estrés hídrico se usan, por lo general, indistintamente. Se puede restringir el uso de estrés hídrico a aquellas situaciones en que algún proceso fisiológico se resiente por reducción del potencial agua, pero en la práctica esta pauta no resulta del todo útil ya que hay procesos fisiológicos que son restringidos por potenciales relativamente altos: -0.2 Mpa en el caso del alargamiento celular. Distintos procesos fisiológicos comienzan a afectarse con grados de estrés diferentes, siendo la expansión de las hojas, por ejemplo, mucho más sensible que el cierre estomático y éste, a su vez, que la muerte foliar.

## Ajuste osmótico

El agua se moverá a través del continuo suelo-planta-atmósfera solo si el potencial agua presenta un gradiente de disminución a lo largo del trayecto. Cuando el potencial agua en el microambiente que rodea la raíz disminuye, debido a déficit hídrico en el suelo o alta concentración de sales, las plantas pueden continuar con la absorción de agua solo si mantienen en sus tejidos un valor de potencial agua más bajo (más negativo) que el que presenta el suelo.

La capacidad de las plantas para acumular solutos y de esta forma mantener el gradiente entre suelo y planta durante períodos de estrés se conoce como **ajuste osmótico**. *El tema se desarrollará en la unidad de Estrés.*

## Eficiencia en el uso de agua

La cantidad de agua que circula desde el suelo a la atmósfera a través de las plantas depende, entre otros factores, de las características del cultivo. Así, cuando una planta sintetiza un kg de materia seca han pasado por ella desde 20 litros de agua (en el caso del ananá), hasta 200 L en el maíz y 600 L en el caso del trigo. Este requerimiento de agua se utiliza comúnmente en su forma inversa: la cantidad de materia seca producida por unidad de agua utilizada y se denomina **eficiencia en el uso de agua**.

$$WUE = \frac{\text{masa seca de la planta (g)}}{\text{agua utilizada (g)}}$$

## El agua en el suelo

El suelo funciona como fuente de la mayor parte del agua que absorben las plantas, y las características físicas y químicas del suelo pueden tener efectos importantes en la economía del agua de los vegetales: dichas características imponen límites a la cantidad de agua disponible en un volumen de suelo, y afectan la forma en que varía el potencial agua y la conductividad hidráulica, a medida que un suelo húmedo va perdiendo agua.

Un volumen de suelo húmedo está constituido por aire, agua y sólidos. El contenido hídrico ( $\emptyset$ , tita) de ese suelo puede expresarse en términos volumétricos ( $\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ ) o gravimétricos ( $\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ ), es decir, contenido de agua por unidad de volumen o por unidad de peso seco de suelo (determinado después de secar el suelo a 105 °C). En un suelo completamente saturado, todo el aire queda desplazado por agua, la cual ocupa todos los espacios vacíos existentes. En la naturaleza, un suelo agrícola saturado es una situación extrema (excepto en suelos con horizontes subsuperficiales arcillosos, donde esta situación es frecuente o en suelos de arrozales, donde esta condición representa una técnica de cultivo). Este excedente de agua, por encima de cierto límite definido, normalmente drena, pasando a capas inferiores del perfil. Este es un fenómeno conocido por todo aquel que haya regado una

maceta en exceso. Una vez producido el drenaje del agua en exceso, el agua restante queda retenida por el suelo, ocupando solamente una parte de los espacios vacíos que tienen un tamaño capilar, entre 30 y 10  $\mu\text{m}$  aproximadamente. En aquellos espacios más grandes, de más de 150  $\mu\text{m}$ , a lo sumo queda agua adsorbida a las caras de las partículas. El  $\emptyset$  de un suelo que ha drenado libremente después de estar saturado, constituye el límite superior de retención de agua de ese suelo, límite conocido como capacidad de campo (CC). **El potencial agua de un suelo a capacidad de campo es cercano a los  $-0.03 \text{ MPa}$ .**

Los sólidos del suelo, en su mayor parte material inorgánico, son partículas de tamaño variable y se dividen en tres categorías: arena (50-2000 $\mu$ ), limo (2-50 $\mu$ ) y arcilla (<2 $\mu$ ). La clasificación textural de los suelos utiliza el contenido relativo de cada una de estas tres categorías como base para describir el suelo: así un suelo arenoso estará constituido predominantemente por arenas, un suelo franco arcilloso contendrá una alta proporción de limo, con un contenido significativo de arcilla y poca arena, etc.

La textura de un suelo tiene mucha importancia a la hora de determinar sus propiedades físicas, lo que resulta obvio si se consideran las diferencias entre dos matrices porosas, constituidas respectivamente por partículas muy pequeñas (arcilla) o partículas grandes (arena). En la primera, el tamaño de poro más frecuente va a ser pequeño, porque las partículas se pueden disponer con muy poca separación entre ellas. Otra diferencia va a ser que la relación superficie/volumen de una partícula de arcilla será mucho mayor que la de un grano de arena, como consecuencia aumentarán las posibilidades de formación de interfases agua/sólido y existirán fenómenos como la adsorción de moléculas de agua a las partículas del suelo. Teniendo en cuenta estas diferencias, no resulta sorprendente que el  $\emptyset$  de un suelo arcilloso a capacidad de campo puede ser hasta ocho veces superior a la de un suelo arenoso. A pesar de las diferencias apuntadas para la  $\emptyset$ , a capacidad campo, el valor del potencial agua entre diferentes suelos, en este estado hídrico, es muy similar (aprox.  $-0.03 \text{ MPa}$ ).

Si se deja secar un volumen de suelo húmedo, el aire va a ocupar gradualmente mayores proporciones de los vacíos existentes, y la interfase aire/agua/sólido, que se manifestaba hasta en los capilares de mayor diámetro, se restringirá a los capilares más finos. En consecuencia, y tal como se podría esperar, disminuye el potencial agua. La curva que describe la relación entre potencial agua y  $\emptyset$  puede diferir entre suelos (Fig. 6).

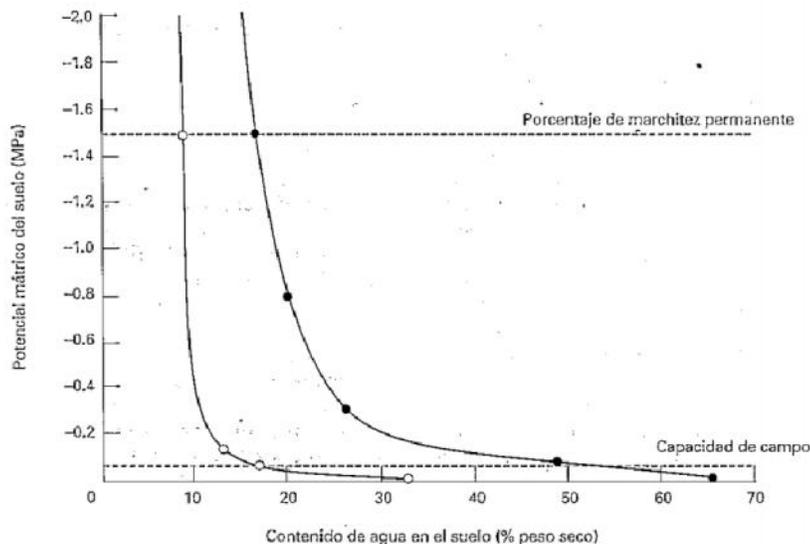


Figura 6: Potencial mátrico de un suelo arenoso (○) y otro arcilloso (●) en función del contenido hídrico del suelo.

Un suelo secado a 105°C, prácticamente carecerá de agua, y el potencial agua para valores de  $\emptyset$  cercanos a la sequedad puede ser muy bajo (menores a -100 Mpa). No toda el agua retenida por el suelo entre sequedad y capacidad de campo, podrá ser utilizada por las plantas, ya que estas últimas solo pueden extraer agua hasta cierto valor de potencial agua. La cantidad de agua no aprovechable para las plantas en un suelo, que ha llegado al PMP, puede ser muy importante, dado que un suelo arcilloso puede alcanzar ese estado cuando todavía contiene 1/2 del agua, aproximadamente, que la que contiene a capacidad de campo, mientras que un suelo arenoso alcanzará ese estado con 1/3, aproximadamente (Fig. 6).

El **agua disponible o agua útil**, es aquella que se halla entre el potencial de capacidad de campo (- 0,03 MPa) y el potencial del PMP (- 1,5 MPa). Algunos autores expresan la marchitez permanente en términos de porcentaje de agua en el suelo. El suelo franco-arcilloso se sitúa en el 20 % y en el arenoso en 6 % aproximadamente.

El potencial agua de los suelos salinos es muy bajo, debido al efecto sobre el potencial soluto. Las especies adaptadas a este hábitat (plantas halófitas) poseen un potencial osmótico (*Salicornia sp*, *Atriplex sp*) o un potencial mátrico (cactáceas) muy reducido que les permite extraer agua del suelo aun ante esa situación tan desfavorable.

### ***Movimiento de agua en el suelo***

En suelos saturados el agua se mueve principalmente en la fase líquida y por flujo masal, siguiendo diferencias de presión hidrostática. En suelos no saturados, que es el caso más general, el agua se halla bajo tensión. El movimiento en fase vapor no constituye un componente importante del flujo total, salvo en suelos muy secos y sobre distancias muy cortas. En la mayoría de los suelos aptos para la agricultura, y en el rango de  $-0,03 \text{ Mpa} > \Psi_{\text{suelo}} > -1,5 \text{ Mpa}$ , puede aceptarse que el potencial gravedad ( $\Psi_g$ ) y soluto ( $\Psi_s$ ) son despreciables. Para estas condiciones podría ser válida la relación

$$F = -K \cdot dj / dx$$

Donde: F es el flujo volumétrico, K la conductividad hidráulica del suelo y  $d\Psi/dx$  el gradiente de potencial agua. En la mayor parte de las circunstancias, el  $\Psi_s$  de la solución del suelo es relativamente pequeño, y el componente dominante es el  $\Psi_m$ .

La conductividad del suelo no es una constante para este caso, sino que depende del contenido hídrico ( $\emptyset$ ) y de la textura del suelo. Cerca de capacidad de campo, la conductividad del suelo es máxima para suelos arenosos, y disminuye progresivamente en suelos limosos y arcillosos, tal como se podría esperar en función del tamaño promedio de los poros, que caracteriza cada uno de estos suelos. A medida que un suelo se deseca va cambiando su conductividad. En suelos arenosos, con poros grandes, se puede romper fácilmente la continuidad de la película de agua que rodea las partículas de suelo, disminuyendo bruscamente su conductividad. En suelos arcillosos, por el contrario, la existencia de una red de capilares muy finos determina que la discontinuidad de la película de agua no resulte importante, sino hasta que se han extraído cantidades muy grandes de agua. Gracias a ello, estos suelos pueden tener una conductividad superior a los arenosos, en un determinado rango de contenido volumétrico de agua.

Si se considera un segmento recto de raíz que absorbe agua del suelo que lo rodea, resulta fácil apreciar que al cabo de cierto tiempo habrá disminuido el contenido hídrico del

suelo que rodea al segmento. Esta disminución de  $\emptyset$  afectará el  $\Psi$  de ese suelo, aumentando la tensión a la que se halla sometida el agua, y su conductividad hidráulica, que irá disminuyendo. De lo dicho se desprende que la absorción del agua por la raíz afectará a ambos determinantes del flujo en la ecuación enunciada más arriba. En el rango de potenciales agua que corresponde al agua disponible para las plantas (-0.03 a -1.5 MPa) el  $\Psi$  disminuye en el orden de 50 veces, mientras que, en ese mismo rango, los valores de K disminuyen por lo menos 1000 veces. En consecuencia, buena parte de la reducción de absorción que se produce al desecarse el suelo es atribuible a los cambios de conductancia hidráulica del mismo.

Las raíces de la mayoría de los cultivos exploran el perfil del suelo hasta una profundidad variable (de 1 a 3 m) siendo particularmente densas en los primeros centímetros. Al desecarse un estrato de este perfil, se podría esperar que el movimiento de agua desde zonas muy húmedas determine el resuministro a las zonas secas. Sin embargo, la baja conductividad del suelo no saturado determina que este movimiento sea muy poco importante en la mayoría de las situaciones. La distancia máxima de movimiento de agua de zonas húmedas a raíces, creciendo en zonas secas, ha sido estimada en 4 cm. Las excepciones a esta generalización corresponden a situaciones en que la napa freática se halla a menos de 1 m de las raíces que están absorbiendo agua.

En la situación más frecuente, donde las raíces de un cultivo van desecando un perfil, inicialmente húmedo, de arriba hacia abajo, el crecimiento continuado de las raíces que exploran zonas de mayor  $\emptyset$  constituye la determinante principal de la tasa de extracción de agua por parte de ese cultivo.

### ***El sistema radical***

Para un tipo de suelo con el mismo perfil de  $\emptyset$  y siendo uniformes las otras condiciones ambientales, la cantidad de agua extraída dependerá, en buena medida, de la distribución de las raíces en el suelo y del potencial agua de sus tejidos. La densidad de raíces es una variable muy utilizada en la descripción de la estructura del sistema radical, y por lo general se expresa en unidades de cm lineal de raíz por  $\text{cm}^3$  de suelo ( $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-3}$ ). En el caso sencillo de un cultivo o cubierta de vegetación uniforme en el plano horizontal, interesa la forma en que este atributo varía con la profundidad. En el caso de la mayoría de las plantas cultivadas, la mayor densidad de raíces, se halla en los primeros 15-20 cm del suelo y decrece rápidamente con la profundidad. Los gradientes de aireación y disponibilidad de nutrientes, y los cambios de impedancia (resistencia a la penetración de las raíces) con la profundidad del perfil, son factores importantes en la determinación de esta distribución vertical. La presencia de estratos compactados por el efecto de las labranzas y el movimiento de maquinarias, continuo a la misma profundidad (pie de arado) pueden hacer aún más notoria la mayor densidad de raíces, en las capas superficiales.

Hay diferencias muy marcadas, en cuanto a la distribución de las raíces en el perfil, según las especies. Se ha sugerido que la mayor resistencia a la sequía del sorgo con relación al maíz puede deberse, por lo menos en parte, a la mayor profundidad y densidad de raíces de la primera especie.

Vale la pena notar que en comunidades vegetales como las de un pastizal natural, las distintas especies que cohabitan, pueden explorar distintos estratos del suelo en forma diferencial. En líneas generales las gramíneas mostrarán una mayor densidad de raíces en estratos más superficiales, mientras que las leguminosas tienen mayor capacidad de exploración del perfil del suelo.

La distribución de raíces en el perfil del suelo, tanto en términos de peso como en los de densidad, muestra grandes variaciones durante la ontogenia de los cultivos. En un cultivo recién sembrado, la densidad será muy baja y restringida a las capas superficiales. A medida que crece el cultivo, las raíces explorarán zonas más profundas y aumentarán su densidad en todo el perfil. En muchos cultivos, como en los cereales, el crecimiento radical disminuye notablemente después de la floración y puede incluso producirse la muerte de una parte del sistema radical. Las raíces de plántulas, provenientes de semillas recién sembradas, exploran los primeros centímetros del perfil. A diferencia de lo que ocurre en los estratos más profundos del suelo, en los estratos superficiales puede haber flujos apreciables entre zonas húmedas y la atmósfera, con gradientes de  $\psi$  muy pronunciados, donde la temperatura del suelo en superficie puede tener efectos importantes, por evaporación. Debido a ello, y particularmente en suelos con poca capacidad de almacenamiento, se puede producir un desecamiento rápido en los estratos superficiales del suelo, en condiciones de alta temperatura. Por ende aquellas especies o variedades caracterizadas por un rápido crecimiento en profundidad de su sistema radical, tendrán ventajas adaptativas evidentes, en cuanto a la absorción de agua, en este tipo de situación.

El cambio del contenido hídrico del suelo, que determina la reducción del  $\psi_{\text{suelo}}$ , también determina cambios en la conductividad hidráulica del suelo. Consecuentemente, para poder mantener una tasa constante de flujo sería necesario un mayor gradiente de  $\psi$  entre el suelo y la planta, tal como lo muestra la curva inferior. La forma de las curvas en la figura 6 sugiere que en un suelo húmedo, la resistencia al flujo de agua es poco importante, pero esta resistencia aumenta notoriamente con la caída en el  $\psi_{\text{suelo}}$ . Cuando un cultivo extrae agua de un perfil inicialmente húmedo, la mayor proporción del agua absorbida proviene de las capas superficiales donde existe la mayor densidad de raíces (Fig. 7). A medida que se deseca esta parte del perfil, la zona de extracción preferencial se profundiza cada vez más. Este se debe a que las raíces profundas son más largas y menos densas. Solamente cuando el potencial agua en la parte superior del suelo se ha reducido, comienza a fluir agua en cantidades importantes desde las raíces más profundas.

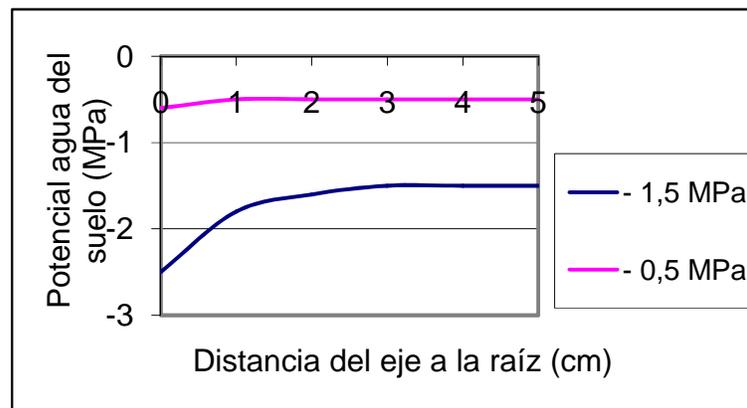


Figura 7: Variaciones de  $\psi_{\text{suelo}}$  en función de la distancia en centímetros al eje de una raíz, que absorbe agua a una tasa constante, en un suelo franco-arenoso, a dos potenciales distintos  $-0,5$  MPa y  $-1,5$  MPa.



# Trabajo Práctico N° 1

## Potencial agua de tejidos vegetales

El **objetivo** del trabajo práctico es estimar el potencial agua de un tejido vegetal, en forma indirecta, a través de cambios en el peso del mismo.

### MATERIALES Y METODOS:

El método usado en este trabajo práctico es el de pesada de trozos de tejidos, de tubérculos de papa en este caso. Para ello trozos de tejidos son sumergidos en una serie de soluciones de sacarosa, con concentraciones y potenciales variables pero conocidos (cuadro 1). Antes y después de la inmersión se medirá el peso, y aquella solución en la cual los trozos sumergidos no modificaron su peso, esto es que no hubo ni ganancia ni pérdida de agua que es lo que determinará la modificación del mismo, tendrá en consecuencia el mismo potencial que el de los tejidos.

Para ello se preparan 7 cajas de Petri y se coloca en cada una de ellas 10 ml de soluciones de sacarosa en concentraciones de 0,0 (agua pura); 0,1; 0,2; 0,3; 0,4; 0,5 y 0,6 molal. Luego, de un tubérculo de papa se extraerán con sacabocado, 7 cilindros (de 2 o 3 cm de largo). Se eliminan las partes suberizadas; se lavan con agua para eliminar células rotas y el jugo celular exudado durante el corte, con el objeto de no alterar la concentración de las soluciones de sacarosa. Luego se secan, se pesan (esto es peso inicial o  $P_i$ ) y se colocan en las cajas conteniendo las soluciones de sacarosa a testear. Al cabo de una hora, se extraen los cilindros de los tubos, se secan con papel secante y se pesan nuevamente, determinándose el peso final ( $P_f$ ).

### RESULTADOS:

Con los valores obtenidos de  $P_i$  y  $P_f$  se determinará el porcentaje de cambio de peso, mediante la fórmula:

$$\% \text{ Cambio de peso} = \frac{P_f - P_i}{P_i} \times 100$$

Con los resultados obtenidos se completará el cuadro 1 y se confeccionará un gráfico para determinar el  $\psi_c$ :

Cuadro 1:

Solución de sacarosa	$P_i$	$P_f$	Cambio ( $P_f - P_i$ )	% de Cambio
0,00 m				
0,10 m				
0,20 m				
0,30 m				
0,40 m				
0,50 m				
0,60 m				

**Gráfico:** se graficará el porcentaje de cambio de peso en función de la concentración de sacarosa, ajustándose una recta en los puntos obtenidos. El punto donde la recta corta al eje X indica la solución donde no hubo cambio de peso, debido a que el potencial agua del tejido y de la solución de sacarosa son iguales. Como se conoce la concentración de la solución de sacarosa, su potencial agua (similar al del tejido) se puede calcular usando la ecuación de Van't Hoff.

## Trabajo Práctico N° 2

### Contenido relativo de agua (CRA)

**Objetivo:** determinar el contenido relativo de agua de plantas con buena disponibilidad de agua y sometidas a déficit hídrico

El método para determinar el contenido relativo de agua de una hoja o planta (C.R.A.), también denominado como turgencia relativa, consiste en determinar el contenido de agua de una hoja o planta, en un momento dado, y compararlo con el de la misma, en estado de turgencia máxima. El método consiste en extraer discos de la lámina foliar de las hojas, determinar el peso fresco inicial, luego se los hace flotar en agua destilada durante 3 a 4 h, bajo una irradiancia que corresponda al punto de compensación. Luego de la flotación los discos pueden haber absorbido agua o no, hasta alcanzar su turgencia máxima, se los pesa, previo secado del agua excedente adherida en su superficie. Luego los discos se colocan en estufa para determinar el peso seco. Se calcula el CRA como sigue:

$$CRA = \frac{PF_1 - PS}{PF_2 - PS} \times 100$$

Donde:       $PF_1$  = peso fresco inicial de los discos  
               $PF_2$  = peso fresco a turgencia máxima  
               $PS$  = peso seco

El déficit de saturación (DS) de la planta u hoja es  $100 - CRA$  (%). Muchos investigadores emplean la información del  $\psi$  y además la del CRA, para conocer el estado hídrico de la planta. Estas determinaciones se realizarán en plantas de girasol, cultivadas en situación de suelo a capacidad de campo y cultivadas en situación de déficit hídrico.

**Completar la siguiente tabla**

Tratamiento	Planta	PF	PFH	PS	CRA

## Trabajo Práctico N° 3

### Transpiración

**OBJETIVO:** determinar la tasa transpiratoria de plantas sometidas a distintos factores ambientales que afectan la transpiración.

#### MATERIALES Y METODOS:

Para medir la intensidad transpiratoria de una planta se usará el método de las pesadas. El mismo consiste en pesar la planta con el pote o maceta impermeabilizado, determinándose el peso inicial (**P<sub>i</sub>**). Luego se someten las plantas a los distintos tratamientos que se busca evaluar en relación a su incidencia en la transpiración y al cabo de 45 minutos, se vuelven a pesar las plantas, determinándose el peso final (**P<sub>f</sub>**). Para ello se dispone de plantas de 2 a 3 meses de edad de **achicoria** (*Cichorium intibus*) que se hicieron crecer en potes de plástico de 50 cc. de capacidad, con tierra negra como sustrato, regadas diariamente con agua corriente de modo que tengan suficiente suministro de agua durante su crecimiento.

Al inicio del experimento se envuelven los potes con polietileno dejando solamente expuestas al medio las hojas de las plantitas, de este modo la pérdida de agua se deberá exclusivamente a la transpiración y no a la evapotranspiración (esto es transpiración más evaporación de agua del sustrato de la maceta). De este modo se determina el P<sub>i</sub> de cada una de las macetas de los tratamientos, los cuales serán:

- a) **Luz:** Las plantas se iluminarán con una lámpara incandescente de 100 W ubicada a 20 cm aprox. de distancia ( $200 \mu\text{moles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  de intensidad de luz).
- b) **Luz y HR 100 %:** En este tratamiento las plantas se colocan en una campana donde se someterán a una irradiancia idéntica que en (a) y un vaso de precipitado conteniendo agua a 100 °C aproximadamente, de modo de asegurar una atmósfera saturada de vapor de agua, dentro de la campana.
- c) **Oscuridad:** Las plantas se someten a condiciones de oscuridad absoluta en una estufa de cultivo a temperatura ambiente.
- d) **Luz y viento cálido:** En este caso las plantas se iluminarán en las mismas condiciones que en (a), y se las expondrá a una corriente de aire cálido de 50 °C aproximadamente suministrada con un secador de cabello.

Se dispondrá de 3 plantas por tratamiento (repeticiones). Al cabo de 1 hora de iniciado el experimento se dará por finalizado el mismo, y se determinará el  $P_f$ . Luego se determinará el área foliar de cada planta, cortando las hojas de las mismas y midiéndolas con un medidor de área foliar, con el objeto de referir los gramos de agua perdida por unidad de área transpirante de la hoja

## RESULTADOS

Con los valores promedios obtenidos se completará el siguiente cuadro:

TRATAMIENTO	$P_i$ (g)	$P_f$ (g)	Dif. ( $P_f - P_i$ )	Area foliar ( $cm^2$ )	Transpiración ( $g \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$ )
<b>a) Luz</b>					
<b>b) Luz + HR 100%</b>					
<b>c) Oscuridad</b>					
<b>d) Luz y viento cálido</b>					

## CONCLUSIONES