

Preparado por: José Régulo Cartagena V.

Profesor Asociado Universidad Nacional Sede Medellín

## RELACIONES AGUA SUELO PLANTA

El agua fluye energéticamente hacia abajo, esto es, de donde el potencial hídrico es mayor a donde es menor. Los gradientes de los potenciales químico o hídrico constituyen las “fuerzas impulsoras” para el transporte del agua. Cinco factores son los que con más frecuencia producen gradientes de potencial químico o hídrico en el continuo suelo — planta — atmósfera. Estos son: Concentración o actividad, Temperatura, Presión, Efectos de los solutos sobre el potencial químico del solvente y la Matriz, otros aspectos que tienen que ver con este mismo asunto, son el efecto que tienen los solutos sobre el potencial químico del solvente, la densidad de vapor y la presión de vapor, la velocidad de difusión y por último la humedad relativa.

**Concentración o actividad.** Las partículas se difunden desde regiones de actividad elevada a regiones de baja actividad, lo que significa de elevado a bajo potencial químico.

**Temperatura.** Para las condiciones aquí consideradas, se estima que la temperatura es constante en todo el sistema y sus alrededores. Sin embargo, se pueden presentar gradientes de temperatura. Especialmente, en aquellas plantas que crecen en la cima de las montañas andinas, las tundras alpinas o en el ártico.

**Presión.** El aumento en la presión incrementa la energía libre y, por consiguiente, el potencial químico en un sistema.

**Efecto que tienen los solutos sobre el potencial químico del solvente.** Las partículas de soluto reducen el potencial químico de las moléculas del solvente.

**Matriz.** Distintas superficies con carga eléctrica (arcilla, proteínas o polisacáridos de la pared celular), tienen gran afinidad por las moléculas de agua. Estas superficies presentan una carga neta negativa que atrae los lados ligeramente positivos de las moléculas polares del agua. Esta condición establece un gradiente muy pronunciado de potencial hídrico, elevado en el agua pura y muy bajo en la proteína o la arcilla.

**Densidad de vapor y la presión de vapor.** Se refiere a la concentración de moléculas de agua en la fase gaseosa ( $g \cdot m^{-3}$ ) y a la presión que ejercen esas moléculas al golpear contra la superficie del líquido y las paredes del recipiente.

**Velocidad de difusión.** Tiene que ver con la rapidez con la que ocurre la difusión. En este caso, además de la diferencia en concentraciones, interviene la resistencia u oposición que se presenta al flujo de una solución.

**Humedad relativa.** En un término utilizado para definir la cantidad de agua presente en el aire y consiste en la proporción que hay entre la cantidad de agua en el aire y la cantidad que podría sostener a la misma temperatura cuando este completamente saturado. Se expresa en porcentaje. Así, una libra de aire a 4.4°C llevando 0.0026 libras de agua por libra de aire, esta 50% saturado. Su humedad relativa es del 50%. En tanto que una libra de aire a 4.4°C llevando 0.0052 libras de agua por libra de aire, tiene una humedad relativa del 100%.

## COMPONENTES DEL POTENCIAL HIDRICO EN LAS PLANTAS

El potencial hídrico de la planta ( $\Psi$ ) se utiliza para expresar el estado energético del agua en células y tejidos vegetales. Consta de tres componentes potenciales

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

siendo  $\Psi_p$ ,  $\Psi_s$  y  $\Psi_m$  los potenciales de presión, solutos y mátricos, respectivamente, en una célula o tejido vegetal.

**Potencial de presión ( $\Psi_p$ ).** Cuando el agua entra en la célula, aumenta el volumen vacuolar y ejerce una presión sobre las paredes celulares, llamada presión de turgencia. Al mismo tiempo se desarrolla en dirección opuesta una presión igual a la presión de turgencia, es decir desde las paredes hacia el interior celular. Esta última presión, llamada presión de pared, actúa como presión hidrostática, aumenta el estado energético del agua en la célula y representa el potencial de presión celular. En forma natural  $\Psi_p$  adquiere valores positivos siempre que la vacuola ejerza una presión sobre las paredes circundantes. A medida que se pierde el agua de la célula, la vacuola se contrae progresivamente, con una caída al mismo tiempo en la turgencia celular y  $\Psi_p$ .  $\Psi_p$  se hace cero en una etapa denominada plasmólisis incipiente, en la cual la vacuola deja de presionar sobre las paredes.

**Potencial osmótico ( $\Psi_s$ ).** Esta determinado por la concentración de sustancias osmóticamente activas en la vacuola y es idéntico a la presión osmótica de la savia vacuolar. En una célula vegetal,  $\Psi_s$ , siempre posee valores negativos, que varían con el volumen celular, siendo más próximo a cero en células totalmente hidratadas que en las deshidratadas.

**Potencial mátrico ( $\Psi_m$ ).** Surge como consecuencia de fuerzas que retienen moléculas de agua por capilaridad, adsorción e hidratación, fundamentalmente en la pared celular y el citoplasma (matriz). En el primer caso, las microfibrillas de celulosa entrelazadas crean numerosos microcanales en los que el agua es retenida, fundamentalmente por

tensión superficial. En el citoplasma, el agua es adsorbida en varias macromoléculas y coloides. En células jóvenes, en las que la matriz celular (citoplasma), constituye una fracción pequeña del volumen celular total, el  $\Psi_m$  es despreciable. Sin embargo, en tejidos con elevada proporción de matriz; por ejemplo, en xerófitas y en meristemas de mesófitas,  $\Psi_m$ , no se puede ignorar.

En suma, el potencial hídrico en las células, resulta de la acción combinada pero en sentido contrario de los potenciales de presión y osmótico y se representa por la ecuación:

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_s$$

El diagrama de Hofler (presentado en acetato), permite visualizar los principios de la ecuación anterior y el efecto de dilución; también describe lo que sucede cuando células maduras son puestas en soluciones de diferente potencial osmótico, que provocan salida o entrada de agua de las células aunque los solutos permanecen constantes.

Se pueden hacer las siguientes consideraciones:

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

$$\Psi = 0 + (-1.5) = -1.5 \text{ MPa}$$

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 el potencial de presión es cero, debido a que el potencial de agua es igual al que tiene un valor de  $-1.0$  MPa. Este es un punto crítico para la célula o la planta, ya que se puede presentar plasmólisis si no se aplica riego en ese momento. Se puede expresar numéricamente así:

$$\Psi = 0 + (-1.0) = -1.0 \text{ MPa}$$

3. Con un volumen relativo igual a 2.0, el volumen celular total se ha incrementado el doble, debido a que el tiene un valor positivo igual a  $+0.5$  MPa, promovido por la entrada de agua al interior de la célula y se ejerce una presión hidrostática sobre la pared celular, resultando en 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. En este punto, no hay entrada ni salida de agua en la célula y la concentración de solutos permanece constante formando una solución diluida. Se pueda expresar numéricamente así:

$$\Psi = +0.5 + (-0.5) = 0 \text{ MPa}$$

Los componentes del potencial hídrico se pueden representar matemáticamente con las siguientes ecuaciones:

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_s$$

$$\Psi_p = \Psi - \Psi_s$$

$$\Psi_s = \Psi - \Psi_p$$

## MOVIMIENTO DE AGUA ENTRE CELULAS

El agua puede moverse de una célula a otra y difundirse hacia abajo un gradiente de potencial de agua entre ambas células. De esta manera, a dirección del movimiento del agua y la fuerza con la que se mueve dependen del potencial de agua en cada célula y, en consecuencia, de la diferencia de potencial entre ellas. Se tienen dos células A y B, La célula A tiene un  $\Psi_p$  de + 0.5 MPa y contiene un jugo celular con un  $\Psi_s$  de -1.2MPa. La célula B tiene un  $\Psi_p$  de + 0.3 MPa y contiene un jugo celular con un  $\Psi_s$  de -0.6 MPa. El potencial hídrico en cada célula se puede decir así:

$$\text{Célula A: } \Psi = 0.5 + (-1.2) = -0.7 \text{ MPa}$$

$$\text{Célula B: } \Psi = 0.3 + (-0.6) = -0.3 \text{ MPa}$$

$$\text{A : B: } \Delta\Psi = -0.7 - (-0.3) = -0.4 \text{ MPa}$$

El agua se mueve de la célula B a la A, hacia el potencial hídrico inferior o más negativo, con una fuerza de -0.4 MPa.

El movimiento del agua entre células, es básicamente, un proceso difusional debido al movimiento cinético de las moléculas, muy lento y no es adecuado para el transporte de agua y nutrientes a grandes distancias en el interior de las plantas. En semillas, el proceso difusional del agua al interior se conoce como imbibición, en el cual el movimiento de agua, ocurre de una área de alto potencial a otra de bajo potencial, pero sin la ayuda de una membrana diferencial. Algunas fuerzas químicas o electrostáticas están implicadas en la imbibición, Las presiones que se generan por imbibición (causadas por el hinchamiento del ambiente), 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 una roca con la presión de su imbibición en agua. La imbibición de agua por los materiales coloidales de las células, contribuyen a que éstas soporten condiciones severas de sequía, gracias a la tenacidad con la que es retenida el agua imbibida.

Puesto que en una semilla el agua se mueve bajo la influencia de la imbibición, el potencial hídrico ( $\Psi$ ), estará afectado por esas fuerzas. En este caso es importante el potencial mátrico (  $\Psi_m$  ) por lo que el potencial hídrico en semillas bajo imbibición se deberá definir así:

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

## POTENCIAL HIDRICO DE LA ATMOSFERA

El potencial de agua de la atmósfera es mucho más negativo que el potencial hídrico de la planta. Un suelo a punto de "marchitamiento permanente" tiene un potencial hídrico de -1.5 MPa; en tanto que una atmósfera con 80% de humedad relativa y 20°C de temperatura tiene un potencial hídrico aproximado de -30 MPa. En las zonas áridas, este potencial puede alcanzar la cifra de -100 MPa, imponiendo una demanda atmosférica mayor y un efecto más grande sobre las pérdidas de agua: Es importante aclarar que 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 entre la cavidad estomatal de la planta y la atmósfera. La humedad y la temperatura, principalmente, influyen en este radiante de presión de vapor.

E V 3

El potencial total del agua del aire puede ser determinado con mediciones de la presión (de vapor (humedad ambiental o relativa) a una temperatura conocida, con la siguiente fórmula:

$$= - 10.6T \log w$$

## OSMOSIS Y MEMBRANAS CELULARES

En muchas membranas biológicas, en particular el plasmalema, el tonoplasto y las que rodean los organelos subcelulares, debido a su naturaleza física o química, las moléculas de agua las atraviesan fácilmente, en tanto que las moléculas de las sustancias disueltas en el agua no logran penetrar o lo hacen más lentamente que las moléculas de agua, a esto se conoce como selectividad. Una membrana que es casi totalmente impermeable a las moléculas de soluto pero permeable ante el solvente se llama membrana semipermeable. Esta difusión del agua a través de una membrana semipermeable de una región de alto potencial (agua pura o solución) a otra de bajo potencial (solución concentrada) se llama ósmosis. Por las consideraciones anteriores una célula viva es un sistema osmótico.

La difusión del agua a través de una membrana se representa por la ecuación

$J = L \Delta \psi$

donde: J flujo del agua, que es el volumen de agua que pasa una unidad de área en una unidad de tiempo ( $m^3 m^{-2} s^{-1}$ )

L es la conductancia hidráulica ( $m^3 Pa^{-1} s^{-1}$ )

$\Delta \psi$  es la diferencia en potencial de agua a través de la membrana (Pa)

Pero cuando a través de la membrana fluyen de manera simultánea agua y solutos la fórmula anterior es inadecuada. En este punto conviene revisar las características de la membrana.

Todas las propiedades de las células vivas dependen en algún grado de las cualidades de sus membranas. Una célula está rodeada por una membrana que las separa de su ambiente y la controla para controlar, selectivamente, la entrada y salida de sustancias. Así mismo todos los organelos subcelulares están formados o circundados por membranas o partes de membranas, y gran parte de la maquinaria enzimática celular está montada o asociada con las membranas. En consecuencia la fisiología de las membranas tiene capital importancia en fisiología vegetal.

Los principales componentes de las membranas biológicas son lípidos y proteínas. Los lípidos forman una bicapa con un centro hidrofóbico y superficies hidrofílicas donde se localizan las cabezas de los lípidos. Las proteínas pueden fijarse a las superficies de la bicapa (llamándose proteínas extrínsecas) o insertarse en y a través de la bicapa, de forma que a ambos lados de la bicapa se puede encontrar parte de la proteína (llamándose proteínas intrínsecas). En general, las proteínas confieren la especificidad, mientras que los lípidos proporcionan una matriz más inerte para las proteínas. Sin embargo, se conocen algunas interacciones proteína-lípido específicas. La proporción de proteínas y

de lípidos

6

varía con el tipo de membrana. Por ejemplo, en la membrana mitocondrial interna y en la membrana del tilacoide son más abundantes las proteínas, mientras que en la membrana plasmática o plasmalema, contiene más lípidos que proteínas.

Los conceptos que se han desarrollado sirven para explicar los diferentes estados en que puede encontrarse una célula, dependiendo de la concentración de los solutos en la solución externa y la concentración del jugo celular.

En condiciones hipotónicas, el potencial hídrico es mayor afuera que adentro, por lo tanto el agua difunde al interior. En condición isotónica, el potencial hídrico de afuera es igual al de adentro, así no habrá movimiento neto del agua, la célula es flácida o no tiene turgencia. En la turgencia, el potencial hídrico de adentro es mayor que el de afuera, de esta manera el agua difundirá al exterior. Debido a que la pared celular es relativamente rígida, el protoplasma se retrae de la pared a medida que pierde agua y la célula llega al estado de plasmólisis. Este estado no daña la célula si el tiempo de duración y la intensidad no es muy grande. Al colocarse de nuevo la célula en una solución hipotónica, recupera rápidamente el agua perdida y su turgencia mediante ósmosis. Sin embargo, la plasmólisis impide el equilibrio normal del agua y entorpece otras funciones de la planta y por ello estas no pueden tolerar una exposición prolongada a un medio más concentrado que el de su propio jugo celular.

Los componentes del potencial hídrico varían. En un suelo húmedo por encima del nivel freático, el potencial hídrico es sólo un poco negativo, debido a que la solución en el suelo se encuentra diluida, por lo que el potencial hídrico es ligeramente negativo. Sin embargo, es el más alto que se encuentra en una relación suelo-planta-atmósfera. El potencial hídrico del xilema es menor que el del suelo. El potencial hídrico en las células de las hojas es mayor que en el de las otras células. En estas últimas, el potencial hídrico es menor que el del xilema, en tanto que el potencial hídrico de la atmósfera es aún más negativo. Como las plantas terrestres obtienen el agua más o menos de la atmósfera, el potencial hídrico de la atmósfera es el más negativo y que normalmente se encuentra en las plantas. Cuando una planta está absorbiendo agua de su ambiente, los potenciales hídricos en la planta deben ser negativos, una excepción a esta afirmación es cuando está lloviendo o se está regando por aspersión, entonces está cayendo agua con un potencial hídrico = 0 y es absorbida por el follaje.

## DINÁMICA DEL TRANSPORTE DE AGUA

Movimiento del agua a través del suelo. El agua entra al suelo proveniente de la lluvia o el riego y es removida de la zona de raíces por la toma que hace la planta o por evaporación. La infiltración del agua en el suelo, es afectada por la cantidad inicial de agua presente en el suelo y su estructura. La velocidad de infiltración es marcadamente reducida por un contenido inicial alto de agua en el suelo, debido a la reducción en el área

y por el henchimiento de las partículas del suelo. Zonas compactadas presentes en el perfil impiden la entrada del agua

Dentro del perfil, el agua se mueve hacia abajo por la influencia de la gravedad, pero parte es retenida por las fuerzas míticas dependiendo del grado de saturación del suelo. Cuando el suelo no está saturado y el agua no se drena por efecto de la gravedad, la mayor fuerza que mueve el agua es la por esta razón

$$i_v = L L$$

Fi Vegernl 3

7

Si la tabla de agua está relativamente cerca de la superficie, es obtenido de la relación

$$— p$$

donde  $P_w$  densidad del agua ( $\text{kg m}^{-3}$ )

$g$  = aceleración debida a la gravedad ( $\text{m s}^{-2}$ )

$h$  la altura por encima de la tabla de agua ( $\text{m}$ )

$\psi$  tiene unidades de presión ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-2}$ )

La presencia de las raíces en el suelo impone un potencial  $q$  que contribuye al movimiento del agua. Para que el agua se mueva hacia las raíces debe haber un  $\psi$  del suelo a la raíz.  $\psi$  es afectado por  $q$ ; y también por el  $\psi$  de la solución del suelo (usualmente  $< -0.1$  MPa, pero importante en suelos salinos donde puede alcanzar  $-5$  MPa o menos).  $\psi$  tiene un valor cercano a cero en suelos saturados y decrece hasta  $-10$  MPa o menos en suelos muy secos. A medida que el  $\psi$  decrece, el  $q$ , también (debe reducirse a fin de mantener el gradiente.

Cuando  $\psi$   $\psi$ raz, la toma de agua se suspende y la planta se secará al menos que esta condición cambie por suministro adicional de líquido. Esta situación se conoce como punto de marchitez permanente (PMP). Los valores para el PMP difieren dependiendo del suelo, pero generalmente están alrededor de  $-1.5$  MPa.

Modo del agua a través de la raíz. Con excepción de las plantas acuáticas la raíz es la principal puerta de entrada a la planta del agua y los minerales. La zona de máxima absorción está localizada entre los 20 - 200 mm contados a partir de la caliptra y hasta la zona de cutinización y suberización. Esta región se caracteriza por la presencia de pelos absorbentes, los cuales sirven para incrementar el área de contacto entre la raíz y el suelo, pero no son esenciales para la absorción. Algunas raíces, especialmente las raíces adventicias de bulbos (tulipán), cormos (plátano), y rizomas (caña de azúcar), no tienen pelos absorbentes; como tampoco las plantas que crecen en soluciones nutritivas y medios acuáticos.

El movimiento del agua se inicia primero a través de los pelos absorbentes y luego pasa al cortex, que es una capa de células de parénquima que tiene espacios intercelulares. Hay tres vías disponibles para el movimiento del agua en el cortex. A través de las paredes celulares, a través del citoplasma - de las células via plasmodesmos y a través del citoplasma y vacuolas de las células del cortex. El flujo a través de las vías señaladas es inversamente proporcional a la resistencia que encuentra el agua. El camino más utilizado es a través de las paredes celulares (apoplasto). En tanto que a través del citoplasma (simplast), la resistencia al agua es mayor debido a la alta viscosidad del citoplasma; sin embargo, la ciclostoma parece ayudar al movimiento del

agua. La tercera vía que involucra el movimiento a través de capas de membranas del citoplasma y las vacuolas, presenta una mayor resistencia que la segunda vía, por lo que esta ruta no es muy utilizada.

Cualquiera que sea el camino empleado, el agua llega hasta la endodermis, donde el movimiento es restringido por la banda de Caspary. Para cruzar esta barrera debe hacerlo a través del protoplasto de una célula endodérmica, cuya membrana plasmática diferencialmente permeable, retarda la difusión de los iones. Una vez que se cruza esta barrera, el agua ingresa a la estela, donde de nuevo encuentra resistencias similares a las observadas en el cortex, allí otra vez el agua se moverá

VI

7

Si la tabla de agua está relativamente cerca de la superficie,  $A$  es obtenido de la relación

—  $p$

donde  $P_w$  densidad del agua ( $\text{kg m}^{-3}$ )

$g$  = aceleración debida a la gravedad ( $\text{m s}^{-2}$ )

$h$  la altura por encima de la tabla de agua (m)

$P$  tiene unidades de presión ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-2}$ )

La presencia de las raíces en el suelo impone un potencial  $\psi_r$  que contribuye al movimiento del agua. Para que el agua se mueva hacia las raíces debe haber un  $\psi_r$  del suelo a la raíz.  $\psi_r > \psi_s$  es afectado por  $q$ , y también por el  $\psi_s$  de la solución del suelo (usualmente  $< -0.1$  MPa, pero importante en suelos salinos donde puede alcanzar  $-5$  MPa o menos).  $\psi_r$ , tiene un valor cercano a cero en suelos saturados y decrece hasta  $-10$  MPa o menos en suelos muy secos. A medida que el  $\psi_r$  decrece, el  $r_j$  (ICbC) reducirse a función del gradiente.

Cuando  $\psi_r$  la toma de agua se suspende y la planta se secará al menos que esta condición cambie por suministro adicional de líquido. Esta situación se conoce como punto de marchitez permanente (PMP). Los valores para el PMP difieren dependiendo del suelo, pero generalmente están alrededor de  $-1.5$  MPa.

Movimiento del agua a través de la raíz. Con excepción de las plantas acuáticas la raíz es la principal puerta de entrada a la planta del agua y los minerales. La zona de absorción está localizada entre los 20 - 200 mm contados a partir de la caliptra y hasta la zona de cutinización y suberización. Esta región se caracteriza por la presencia de pelos absorbentes, los cuales sirven para incrementar el área de contacto entre la raíz y el suelo, pero no son esenciales para la absorción. Algunas raíces, especialmente las raíces adventicias de bulbos (tulipán y cormos) y rizomas (caña de azúcar), no tienen pelos absorbentes; como tampoco las plantas que crecen en soluciones nutritivas y medios acuáticos.

El movimiento del agua se inicia primero a través de los pelos absorbentes y luego pasa al cortex, que es una capa de células de parénquima que tiene espacios intercelulares. Hay tres vías disponibles para el movimiento del agua en el cortex. A través de las paredes celulares, a través del citoplasma de las células vía plasmodesmos y a través del citoplasma y vacuolas de las células del cortex. El flujo a través de las vías señaladas es inversamente proporcional a la resistencia que encuentra el agua. El camino más utilizado es a través de las paredes celulares (apoplasto). En tanto que a través del citoplasma (simplastos), la resistencia al agua es mayor debido a la relativa alta viscosidad del citoplasma; sin embargo, la ciclostoma parece ayudar al movimiento del

agua. La tercera vía que involucra el movimiento a través de capas de membranas del citoplasma y las vacuolas, presenta una mayor resistencia que la segunda vía, por lo que esta ruta no es muy utilizada.

Cualquiera que sea el camino empleado, el agua llega hasta la endodermis, donde el movimiento es restringido por la banda de Caspary. Para cruzar esta barrera debe hacerlo a través del protoplasto de una célula endodérmica, cuya membrana plasmática diferencialmente permeable, retarda la difusión de los iones. Una vez que se cruza esta barrera, el agua ingresa a la estela, donde de nuevo encontrará resistencias similares a las observadas en el cortex, allí otra vez el agua se moverá

iiologisi \ 'g it l

8

preferiblemente a través de las paredes celulares basta entrar a los vasos del xilema y traqueidas, los mayores tejidos conductores de agua en las plantas superiores.

La fuerza impulsora del movimiento del agua a través de la raíz es el A entre la savia del xilema en la raíz y la solución de suelo en la superficie de la raíz.

El gradiente puede ser causado por el desarrollo de una presión negativa (tensión) dentro del xilema, debido a la evaporación del agua en las hojas durante el proceso de transpiración.

En ausencia de transpiración, el movimiento de los iones hacia la estela todavía ocurre, esto provoca una acumulación de iones dentro de la estela lo cual causa una reducción en el potencial y hace que la raíz funcione como un osmómetro. Cuando el potencial es más bajo que el del agua se mueve hacia la raíz cuando ésta ha sido decapitada, resultando una presión positiva en el xilema, que se manifiesta por una exudación en la parte superior de la raíz lo que se conoce como presión de raíz. Esto es más evidente si hay una humedad abundante en el aire. Por otra parte, cuando la velocidad de transpiración de la planta es muy baja, como ocurre en la noche en condiciones de humedad elevada, puede desarrollarse suficiente presión dentro del xilema, debido al transporte por las raíces, hasta forzar la salida de agua líquida por las hojas, de ordinario a través de poros especiales que se encuentran en los márgenes de la lámina foliar. Este proceso se llama gutación y es el que produce parte del rocío que se forma en los pastos.

Movimiento a través de la planta completa. El movimiento de agua y nutrientes desde la zona radicular hasta los puntos de consumo, se presenta como un flujo de masa cuando se ejerce alguna fuerza, como sucede a través del xilema de las plantas, debido a la presión hidrostática o un gradiente en el potencial de presión desde las raíces hasta las hojas o brotes.

El flujo de masa es un movimiento vectorial y rápido, en los ríos; sin embargo, en las plantas implica un movimiento de moléculas de 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 de xilema se reduce a la mitad y la presión se mantiene constante, la velocidad del flujo tenderá a incrementarse al doble, este efecto se llama Principio de Bernoulli.

Cuando no se está efectuando transpiración, las células vivas de manera inevitable, se colocan en equilibrio con el agua prácticamente pura que está contenida en el xilema. Cuando la hoja empieza a transpirar, el agua se evapora de las células. A medida que el volumen decrece, su presión de turgencia disminuye con rapidez y en consecuencia su potencial de agua baja. Así se establece una diferencia de potencial hídrico entre las

células de las hojas y el xilema. Esta diferencia en potencial hídrico ocasiona que el agua se transporte del xilema a las células de las hojas.

Durante el movimiento del agua a través de todo el sistema de la planta, en su ruta del suelo a la atmósfera, esta enfrenta una resistencia friccional en cada parte del sistema (resistencia del suelo, resistencia de la raíz, resistencia del xilema, resistencia de la hoja, resistencia del aire). Estas resistencias se presentan en serie, por lo que se puede considerar el problema del transporte del agua como un problema de flujo de corriente a través de un sistema (lo resiste mejor. Por analogía con la corriente eléctrica, el flujo obedece a la ley de Ohm.

Fisiología V 3

9

El suelo almacena agua y desde allí esta se mueve directamente a la atmósfera o se drena hacia el perfil interno del suelo. El flujo del agua en el interior de la planta durante su recorrido suelo - atmósfera es determinado por los sucesivos gradientes de potencial y la magnitud de la resistencia que ejerce cada parte del sistema. Esta diferencia de potencial es la fuerza impulsora y es el componente único del transporte de agua.

Pero al efectuarse el transporte del agua se debe realizar también no solo contra la resistencia de fricción al flujo del agua a través del suelo sino también contra la fuerza de gravedad al ser elevada el agua del suelo. El trabajo necesario para la elevación del agua está determinado en forma estricta por la altura a la que debe ser elevada el agua. Si el agua se mueve con lentitud o rapidez. A este componente de la fuerza impulsora se le llama componente potencial.

Cuando la transpiración comienza o aumenta, el contenido de agua en la hoja y su potencial hídrico, deben bajar hasta que la diferencia en potencial hídrico sea suficientemente grande, como para establecer un flujo igual a la tasa de transpiración existente. Una vez que ocurra lo anterior, la hoja recibirá agua a la misma velocidad que la está perdiendo a la atmósfera, (de modo que de allí en adelante su contenido de agua y su potencial permanecen constantes. Esto se llama estado constante de transporte.

Si la transpiración se reduce, las células continúan absorbiendo agua con la velocidad anterior, esto es, más rápido de lo que la está perdiendo. En consecuencia, su volumen disminuirá su presión de turgencia y su potencial hídrico se eleva hasta que se establezca de nuevo el equilibrio.

Por el contrario si la tasa de transpiración aumenta de manera exagerada, impidiendo que las células absorban agua a la misma velocidad (la tasa de transpiración es mayor que la tasa de absorción), las células pierden agua y su potencial hídrico se reduce hasta que se establezca de nuevo el equilibrio.

condiciones de manera que se reduzca la tasa de transpiración, las hojas comienzan a perder turgencia y a levantarse, porque está actuando una gran fuerza impulsora para el transporte (de agua debido al bajo potencial hídrico de la hoja).

Los componentes dinámico y estático se suman entre sí para determinar el potencial hídrico que debe ser alcanzado por las hojas para que estas puedan lograr el equilibrio de agua (estado constante de transporte), bajo unas condiciones dadas de transpiración y de potencial hídrico del suelo.

TRANSPORTE ACTIVO DEL AGUA

La ecuación del potencial hídrico se presenta en condiciones de transporte pasivo (ósmosis); sin embargo, hay varias evidencias que ocurre un transporte activo (no osmótico). Por ejemplo, la exudación por presión de raíz se ha observado que continúa en una raíz decapitada aún cuando el medio líquido sea isotónico con el fluido xilemático. En estas condiciones de un gradiente hidrostático de cero, el flujo sólo puede ser explicado si se introduce un término adicional a la ecuación. Este elemento adicional se considera que es proporcionado por la energía que resulta del acoplamiento de las moléculas del agua a una fuerza metabólica presente en las moléculas del soluto. Esta alternativa para el transporte del agua a dado origen a lo que se conoce como la hipótesis del gradiente osmótico estable.

Fisiología vegetal 3