

LAS PLANTAS Y EL AGUA

Texto elaborado por la
Cátedra de Fisiología Vegetal
Facultad de Agronomía, UBA

INDICE

LAS PLANTAS Y EL AGUA	1
Introducción: La economía del agua en la planta y el cultivo	3
El agua.....	4
Los mecanismos de movimiento del agua.....	4
A: Difusión	5
B: Flujo masal.....	5
C: Mezclado turbulento.....	6
Relaciones hídricas de la célula vegetal	7
Estructura de la membrana celular.....	7
El concepto de potencial agua.....	10
Cuantificación de los componentes del potencial agua.....	12
El intercambio de agua entre la célula y el medio.....	14
Absorción de agua por la raíz	18
Localización.....	18
Movimiento radial del agua en la raíz.....	19
Factores que afectan la permeabilidad radical.....	21
Movimiento del agua en el sistema vascular	23
Transpiración.....	24
Transferencia de vapor de agua entre el mesófilo y la atmósfera: fuerzas motrices y resistencias.....	24
Estructura y funcionamiento de los estomas	26
Respuesta de los estomas a factores externos e internos.....	28
Respuesta a la luz	28
Respuesta al CO ₂	29
Respuesta a la presión de vapor de agua.....	30
Respuesta a la temperatura	31

Respuestas al estrés hídrico.....	31
Mecanismos fisiológicos de apertura y cierre de estomas	34
La transpiración a nivel de hoja.....	36
El flujo de agua en el continuum suelo-planta-atmosfera	41
El agua en el suelo	43
Movimiento del agua en el suelo	45
El sistema radical	46
La generación de dÉficits hídricos en la planta	50
La Transpiración a nivel de cultivo.....	55
Estrés hídrico	62
Adaptaciones.....	63
Las plantas y la sequía	63
Especies que eluden la sequía.....	63
Plantas que toleran la sequía	64
a)Especies que mantienen alto contenido de agua en los tejidos.....	64
b)Especies que toleran bajo contenido de agua en los tejidos.	65
Bibliografía.....	68

LAS PLANTAS Y EL AGUA

INTRODUCCIÓN: LA ECONOMÍA DEL AGUA EN LA PLANTA Y EL CULTIVO

Tanto en los cultivos (un trigal, alfalfar, viñedo o una plantación de pinos), como en la cubierta que forma la vegetación natural de un lugar (un pastizal en el sur de San Luis, o un bosque xerofítico en el Chaco), se mueven desde el suelo hasta la atmósfera volúmenes muy grandes de agua. La mayor parte circula a través de las plantas en su camino desde el suelo a la atmósfera: es absorbida por la raíz, luego fluye por el xilema, se evapora en los espacios intercelulares del mesófilo, y finalmente difunde como vapor de agua a la atmósfera, especialmente a través de los poros estomáticos que en alto número perforan la epidermis.

La cantidad de agua que fluye a través de la planta o circula por unidad de superficie de cultivo depende de la oferta de agua del suelo, de las características estructurales y funcionales de la planta o el cultivo, y de las condiciones atmosféricas. En cada momento de su vida, 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 de déficit hídrico puede influir poderosamente sobre el crecimiento y la producción de materia seca por las plantas, y por ende sobre el rendimiento de grano, forraje, madera, etc. Las plantas poseen mecanismos capaces, dentro de ciertos límites, de regular la tasa de absorción y transpiración, y consecuentemente, el balance hídrico. Los controles más importantes en este sentido residen en el grado de apertura del poro estomático (estomas con poros reducidos restringen la pérdida de agua), la modulación de la expansión foliar (hojas más pequeñas reducen el tamaño del aparato transpiratorio), variaciones en el ángulo de inserción foliar (la carga de radiación se reduce si las hojas se orientan en paralelo a los rayos solares), en la senescencia y abscisión de una parte de las hojas (reduce el tamaño del aparato transpiratorio) y cambios en la relación área foliar/extensión de raíces (lo que modifica el balance absorción-transpiración). En las plantas superiores existe una gran variación en lo que respecta a la capacidad de extracción de agua del suelo, a la regulación del ritmo transpiratorio y a la influencia de los déficits hídricos sobre el crecimiento y el rendimiento. Depende del hombre y de su conocimiento de la cuestión, el aprovechamiento de la diversidad que la naturaleza ofrece.

La magnitud del volumen de agua que se mueve del suelo a la atmósfera depende, como queda dicho, de las interacciones que se establecen entre la planta y su medio aéreo y subterráneo. Si consideramos un canopeo (= cubierta de vegetación de un lugar, sea cultivo o vegetación espontánea), continuo, tal como ofrece un pastizal natural, bien provisto de agua en el suelo, y con un período de crecimiento de 150 días, el uso total de agua durante el ciclo del cultivo puede alcanzar a los 6 millones de lts. ha⁻¹, o 40 mil lts. ha⁻¹ . día⁻¹ como promedio, o una evapotranspiración promedio de 4 mm. día⁻¹. La cantidad de agua que circularía por las plantas de este canopeo en cada día sería 1 a 10 veces lo utilizado para la expansión de células nuevas, y 100 a 1000 veces el volumen utilizado en la fotosíntesis. Esta cantidad de agua equivaldría de 2 a 5 veces la cantidad máxima disponible que se almacena en el perfil explorado por las raíces cuando el suelo está completamente humedecido (capacidad de campo). (Como se verá más adelante, el suelo no retiene agua por arriba de cierto límite, y las plantas no pueden extraer todo el agua en el suelo, existiendo un límite inferior. El agua disponible para las plantas es, por lo tanto, el agua que se encuentra entre estos dos límites. La

profundidad de las raíces puede variar y los valores característicos de los límites para el agua disponible varían entre suelos).

El manejo de la economía del agua en la vegetación implica una serie de prácticas: riego, barbecho, elección de especies, variedades, densidades y épocas de siembra, decisiones acerca del momento de pastoreo o corte, etc. Puede estar orientado a cumplir distintos objetivos, como ser: producir el máximo de materia seca independientemente de la cantidad de agua en relación a la materia seca producida, etc. Las decisiones en cada caso particular deberán estar basadas, entre otras cosas, sobre un conocimiento de la interacción planta y ambiente a través del ciclo de la primera, y de cómo los déficits hídricos pueden condicionar la probabilidad de alcanzar las metas propuestas. Esta parte del curso de fisiología vegetal está dedicada a la revisión de algunos aspectos fundamentales que se refieren a estas cuestiones.

Una adecuada comprensión del balance hídrico de las plantas y los cultivos requiere cierto conocimiento de los procesos de absorción, movimiento y pérdida (transpiración) de agua, de las vías de movimiento del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera, de los mecanismos y fuerzas motrices involucrados en el movimiento del agua en cada porción de ese sistema, de los factores ambientales y de la planta que modulan los flujos de agua, y del manejo de marcos de referencia conceptuales que permiten una utilización apropiada de toda esta información. Se comienza por una somera descripción de los mecanismos del movimiento del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera, para luego abordar el tema del balance hídrico de una célula vegetal. En etapas sucesivas, se ampliará el tratamiento hasta abarcar el funcionamiento de todo el sistema suelo-planta-atmósfera.

EL AGUA

El agua tiene una serie de propiedades únicas: es un excelente solvente, tiene un alto calor específico y un alto calor latente de vaporización, sus moléculas se atraen fuertemente entre sí (cohesión) y a una serie de otras sustancias (adhesión). El origen de muchas de estas propiedades radica en que existe una separación parcial de cargas en la molécula (a pesar que la molécula es neutra), porque el átomo de oxígeno es más electronegativo que los dos hidrógenos, que llevan una pequeña carga positiva. Esto lleva a que las moléculas de agua se atraen entre sí y con moléculas de otras sustancias que llevan cierta carga, formando puentes de hidrógeno. Es un buen solvente en parte porque el agua forma casquetes de hidratación alrededor de iones y compuestos no-iónicos con cargas localizadas, protegiendo las cargas de los de signo opuesto y reduciendo las interacciones entre ellas. Su alto calor específico, calor latente de vaporización y resistencia a la tensión derivan de la fuerza de las interacciones entre moléculas de agua.

LOS MECANISMOS DE MOVIMIENTO DEL AGUA

En el sistema suelo-planta-atmósfera el agua se mueve en fase vapor desde la superficie del suelo y desde las paredes de las células del mesófilo hasta la atmósfera. El movimiento dentro del suelo se produce fundamentalmente en fase líquida, como así también la mayor parte del recorrido dentro de la planta. El movimiento de agua en el suelo en fase vapor es cuantitativamente poco importante, salvo en los primeros centímetros de un suelo húmedo.

Los mecanismos que intervienen en el movimiento de agua en el sistema suelo-planta-atmósfera varían según el compartimiento y las condiciones reinantes en los mismos, siendo los más importantes el movimiento por difusión, flujo masal y mezclado turbulento.

A: Difusión

Las moléculas de agua en solución no permanecen estáticas, están en continuo movimiento, chocando unas con otras e intercambiando energía cinética. Este movimiento es cuantitativamente más importante en fase gaseosa que en fase líquida. La difusión es un proceso espontáneo que determina el movimiento de moléculas, iones o partículas coloidales desde una región de un sistema a regiones adyacentes donde estas especies poseen menor energía libre (tienen menos capacidad de realizar trabajo).

Un ejemplo de difusión de interés fisiológico es el del vapor de agua desde las paredes del mesófilo hasta la atmósfera adyacente al poro estomático. En el caso particular de la difusión del agua en fase gaseosa (así como en la difusión de solutos en fase líquida) se puede cuantificar el flujo difusional de la siguiente forma

$$J_D = -D \cdot dC/dx$$

$$\text{g cm}^{-2} \text{ s}^{-1} = \text{cm}^2 \text{ s}^{-1} \cdot \text{g cm}^{-3}/\text{cm}$$

donde J_D es el flujo difusional (p. ej. gramos de sustancia movida por unidad de tiempo y área), D el coeficiente de difusión (que varía con la sustancia considerada y el medio en que se produce la difusión), y dC/dx el gradiente de concentración (primera Ley de Fick)¹. El signo negativo es convencional, e indica que el flujo se produce de una región de mayor a otra de menor concentración. Una consecuencia importante de esta relación es que el valor de J_D en un medio determinado puede disminuir si se reduce la diferencia de concentraciones entre los extremos del camino recorrido, si se alarga el recorrido, o ocurren ambas cosas a la vez. Cambios de este tipo son comunes y tienen una influencia marcada sobre la tasa de transpiración de una hoja.

Como se puede apreciar el movimiento neto de sustancias que se produce por difusión es un fenómeno básicamente estadístico, ya que existe una mayor probabilidad que las partículas se muevan de una zona de mayor a una de menor concentración, que a la inversa. Cuando hay difusión neta, en una parte del sistema hay ganancia y en otra hay disminución de partículas de las sustancias que difunden. En esto se distingue de la situación de equilibrio, en que hay difusión de partículas, pero sin cambio neto para ninguna parte del sistema.

B: Flujo masal

Se dice que hay flujo masal cuando todas las moléculas que componen la masa de agua (incluyendo las sustancias disueltas en ella), se mueven simultáneamente en la misma dirección (estrictamente, el componente direccional dependiente del flujo masal es muy superior a aquellos que dependen del movimiento aleatorio de las moléculas y al componente difusional que pudiera existir).

¹Nota: La primera ley de Fick fue enunciada en 1855 y durante mucho tiempo fue el único tratamiento cuantitativo del movimiento de solutos en solución y gases. La primera consideración a tener en cuenta es que tiene en cuenta solo una especie química en solución y que además, las moléculas o partículas de esa especie no tienen interacciones entre sí. Se restringe a movimientos netos sin atravesar membranas.

Este movimiento se produce en respuesta a diferencias de presión hidrostática, y la magnitud del flujo dependerá de las diferencias de presión hidrostática, de la geometría del medio y de la viscosidad de la solución. Para el caso sencillo de un tubo cilíndrico, la relación entre estos parámetros está dada por la Ley de Poiseuille:

$$J_{FM} = (-r^2 / 8\eta).dP/dx$$

$$g \text{ cm}^{-2} \text{ s}^{-1} = (\text{cm}^2 / \text{cm s}). g \text{ cm}^{-2} / \text{cm}$$

donde J_{FM} es el flujo, r el radio del tubo, η la viscosidad de la solución y dp/dx el gradiente de presión hidrostática. El signo negativo nuevamente indica que el flujo se produce de la zona de mayor presión a la de menor presión.

Se puede asemejar el flujo masal de agua por el xilema al movimiento por tubos cilíndricos de dimensiones aproximadamente constantes. En este caso particular, el agua se mueve por manojos de tubos cuyo número y diámetro promedio varían de acuerdo a la especie, el estado ontogénico de la planta y el órgano que se considere. El diámetro de los elementos de xilema varía entre 10 y 500 μm .

El movimiento de materia por mecanismos difusionales es muy lento cuando se trata de movimiento a largas distancias y no podría explicar las tasas de transferencia a distancia de agua y solutos observados en las plantas. Así, se ha calculado que tardaría 940 días en mover 1 mg de sacarosa una distancia de 1 m por tubo de 1 cm^2 de sección bajo la influencia de una diferencia de concentración del 10 % entre extremos del tubo. La tasa de movimiento de agua en el xilema de un árbol que transpira activamente puede ser tal que 1 cm^2 de xilema funcional sirva de conducto para transportar 100 mg.s^{-1} de agua. Por el contrario la difusión es relativamente efectiva para el transporte a cortas distancias, y puede explicar el intercambio de agua entre la célula y su ambiente. Al mismo tiempo, es relativamente poco afectado por la geometría de las aberturas por las que se lleva a cabo. Esto explica el hecho que las paredes celulares saturadas de agua tienen poca resistencia al movimiento difusional de sustancias, pero constituyen barreras muy importantes al flujo masal.

C: Mezclado turbulento

El movimiento de vapor de agua desde las inmediaciones de la hoja hasta la atmósfera que se halla sobre el cultivo se produce fundamentalmente por mezclado turbulento.

Este proceso ocurre gracias a la acción de los vórtices temporarios de tamaño variable que se producen en la masa de aire que rodea a la planta y que son determinados principalmente por los efectos del viento (convección forzada). Estos vórtices son detectables como rápidas fluctuaciones de presión y velocidad del viento, y se puede visualizar el flujo turbulento asociado a los mismos como el movimiento rápido y continuo de pequeñas masas de aire hacia arriba y hacia abajo de un plano horizontal a otro. Este proceso lleva al mezclado rápido de estas capas de aire, determinando así la transferencia de vapor de agua (u otras sustancias) entre regiones de alta y regiones de baja concentración a una tasa muy superior a la que se produciría por difusión molecular. El grado de turbulencia tiene un efecto marcado sobre la velocidad del mezclado de las capas adyacentes, y esa turbulencia aumenta con la velocidad del viento y la rugosidad de la superficie (un césped de cancha de golf representa una superficie relativamente poco rugosa, un bosque de pinos una superficie muy rugosa). Se puede definir una propiedad del sistema conocido como coeficiente de mezclado

turbulento (K_{MT}) que refleja el grado de turbulencia, y describir el flujo de agua en el sistema por la siguiente relación:

$$J_{MT} = (-K_{MT}) \cdot dc/dx$$

$$\text{gr cm}^{-2} \text{ s}^{-1} = (\text{cm}^2 \text{ s}^{-1}) \cdot \text{gr cm}^{-3} / \text{cm}$$

que tiene una forma funcional equivalente al de la ley de Fick, con las mismas unidades para cada variable.

El mezclado turbulento difiere de la difusión en que las tasas de transferencia son mucho más elevadas, pero es similar al primer proceso en cuanto a la fuerza motriz: la diferencia de concentraciones en distintos puntos del sistema. La otra diferencia reside en que, a diferencia de D que resulta una constante para una sustancia determinada en un medio determinado, K_{MT} puede variar con la velocidad del viento y la rugosidad. Ello significa que a igual dc/dx , J_{MT} puede variar con la estructura del sistema y del estado de la atmósfera en la misma (rugosidad y velocidad del viento).

El movimiento del vapor cerca de una superficie sólida tiene características inusuales, porque el movimiento del vapor de agua puede ocurrir por difusión o por mezclado turbulento, según la distancia a la superficie. Cuando el aire se mueve sobre una superficie sólida (el suelo o una hoja) se ve frenado por fuerzas de fricción, y la capa adosada a la superficie no tiene movimiento. A medida que crece la distancia a esa superficie, las sucesivas capas de aire alcanzan velocidades crecientes, pero el flujo es laminar, no existiendo transferencia vertical por procesos que no sean difusionales. A mayores distancias hay una zona de transición, y finalmente se llega a una zona de turbulencia pura. Se denomina capa límite de la hoja a aquellas partes del perfil descrito en las que la transferencia de vapor de agua y otras entidades se realiza fundamentalmente por difusión. Fuera de la capa límite, el movimiento de vapor de agua se realiza por mezclado turbulento.

RELACIONES HÍDRICAS DE LA CÉLULA VEGETAL

Las relaciones hídricas de las plantas y los cultivos se hallan estrechamente ligadas a las relaciones hídricas de las células que componen las mismas, ya que buena parte del agua se halla dentro de las células y estas constituyen el sitio donde se cumplen casi todos los procesos fisiológicos. A los fines inmediatos, podemos visualizar a la célula como un protoplasto, limitado por una membrana extensible (el plasmalema), alojado en un receptáculo relativamente rígido constituido por la pared celular.

Estructura de la membrana celular

Toda discusión acerca del intercambio de agua y solutos entre la célula y el medio requiere de la consideración de una estructura de propiedades únicas: la membrana plasmática o plasmalema. El plasmalema es permeable al agua pero debido a sus características fisicoquímicas el plasmalema limita y controla el movimiento de iones y otras sustancias (incluso el agua) hacia y desde el citoplasma. Allí se produce también la percepción de algunos cambios del medio externo, que generan reacciones en el metabolismo celular, por ejemplo, en la membrana hay receptores de ciertas hormonas que modifican las respuestas de las células. Es apropiado recordar también que las membranas de los organelos cumplen funciones análogas al definir compartimentos subcelulares.

El plasmalema se conforma de una bicapa de lípidos enfrentados por sus porciones no polares, formando una matriz en la cual las proteínas se encuentran insertadas total (proteínas intrínsecas) o parcialmente (proteínas extrínsecas). Las proteínas se disponen también con las zonas polares expuestas al agua y las zonas hidrofóbicas en relación con la matriz lipídica. En esta estructura las moléculas de lípidos y de proteínas pueden moverse en el plano de la membrana con cierta facilidad manteniendo, sin embargo, la estructura básica de la polaridad. Esta disposición de las moléculas constituye la estructura más estable para esta matriz, ya que maximiza las interacciones hidrofílicas e hidrofóbicas.

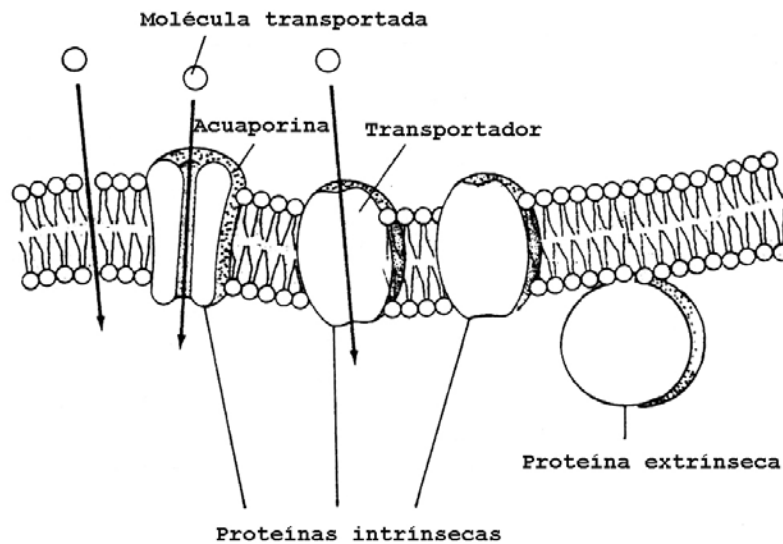


Fig. 1: Modelo de la estructura de una membrana. La matriz lipídica consiste en una doble capa de lípidos con las cabezas polares hacia el agua y con las colas hidrofóbicas hacia la otra capa de lípidos. Las proteínas globulares de la membrana pueden estar total o parcialmente incluídas en la matriz lipídica, y están orientadas con las partes hidrofílicas hacia el agua y las partes hidrofóbicas incluídas en la matriz lipídica.

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

El pasaje a través de la membrana puede realizarse por difusión siguiendo gradientes de energía libre; o puede efectuarse con un gasto de energía metabólica ligada directamente al pasaje de la sustancia en cuestión. Este último proceso puede realizarse incluso en contra de un gradiente de energía libre. En el primer caso, se dice que el movimiento es pasivo, en el segundo activo. La membrana plasmática es relativamente impermeable a iones e hidratos de carbono, pudiendo estos solutos hallarse dentro de la célula en concentraciones varias veces superiores a la del medio externo. Esta situación resulta de la existencia de mecanismos capaces de transportar activamente estas

sustancias hacia el interior de la célula y la relativa impermeabilidad de la membrana a los mismos, que evita su difusión al exterior. El tema del pasaje activo de sustancias se considerará con mayor detalle al analizar el intercambio de nutrientes entre la célula y el medio.

No existen evidencias experimentales que sugieran que el pasaje activo de agua a través de las membranas tenga importancia cuantitativa. En la discusión que sigue, se considerará el movimiento de agua como un proceso pasivo por excelencia. Por otra parte, existen todavía algunas incertidumbres acerca de la naturaleza del mecanismo del movimiento de agua a través de las membranas, especialmente en referencia a la importancia relativa del flujo masal y la difusión. Si bien el pasaje de agua a través de las membranas se realiza siguiendo gradientes de energía libre, la permeabilidad de las mismas cumple un rol importante en dicho movimiento. Anteriormente se creía que el agua difundía a través de la doble capa lipídica y que la permeabilidad de la membrana dependía de los lípidos que la conformaban. Recientemente, esta teoría tuvo que ser modificada con el descubrimiento, tanto en la membrana plasmática como en el tonoplasto de células vegetales, de cierto tipo de proteína intrínseca a la cual se denominó "acuaporina". Dicha proteína está constituida por seis dominios que atraviesan la membrana y presenta dos lazos con una secuencia específica de aminoácidos que son los que conformarían el poro. Este canal facilita el pasaje del agua en comparación con el movimiento a través de la bicapa lipídica. Los canales proteicos de agua o "acuaporinas" llegan a conformar hasta un 10% del total proteico de la membrana y son atravesados por las moléculas de agua en forma alineada en una fila simple, a altas velocidades (10^6 a 10^7 moléculas sec^{-1} canal $^{-1}$).

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

El uso de plantas transgénicas, con niveles alterados de acuaporinas, dan evidencias de la importancia que tendrían los canales de agua tanto a nivel celular como a nivel planta entera. En plantas transgénicas que no poseían la capacidad de sintetizar este tipo de proteínas, bajo condiciones que favorecen la salida de agua, la desecación de protoplastos transcurrió mucho más lentamente que en las plantas normales. Asimismo, la producción de raíces de las plantas transgénicas fue cinco veces mayor que la de las plantas normales, sugiriendo esto que existiría algún nexo entre la disponibilidad de agua y la formación de raíces. Este mecanismo podría permitir una mayor exploración de suelos con baja disponibilidad de agua.

El concepto de potencial agua

Al considerar las relaciones hídricas de una célula, es de primordial importancia conocer la dirección en que se puede esperar que se mueva el agua: de la célula al medio o a la inversa. Para poder predecir la dirección de movimiento del agua en un sistema de compartimientos separados por membranas semipermeables (permeables al solvente pero no al soluto), es imprescindible conocer la energía libre del agua en los distintos puntos del sistema; ya que en estos sistemas el agua (y otras sustancias) se mueven siguiendo gradientes de energía libre o potencial químico.

El agua que forma parte de cualquier sistema puede hallarse sometida a diversas condiciones de temperatura, presión, interacción con otras sustancias, efecto del campo gravitatorio, etc. Estas condiciones modifican su estado energético, es decir su capacidad de realizar trabajo. Existe un parámetro que expresa esa capacidad: el potencial agua (Ψ). Como toda energía potencial, el potencial agua se define en relación a un nivel de energía arbitrario, o estado de referencia (recuérdese el caso de la energía potencial de un sólido elevado a cierta altura sobre un plano arbitrario de referencia. A nivel del plano de referencia, la energía potencial del sólido es 0, y va en aumento a medida que se incrementa h , la distancia a ese plano). En el caso del potencial agua, el estado de referencia es el agua pura, a una presión de 1 atmósfera, y a una elevación y temperatura (generalmente a 25°C) que pueden especificarse. Formalmente, se define el potencial agua como el trabajo requerido para transferir una cantidad infinitesimal (masa o volumen) de agua del estado de referencia ($\Psi_a = 0$) a la situación donde el potencial tiene el valor definido. Esta transferencia debe realizarse en forma reversible e isotérmica. El potencial agua puede expresarse en unidades de energía por unidades de masa o volumen, siendo la unidad de uso más corriente el megapascal (MPa = 10 bares), aunque también se ha utilizado atmósferas, bares (1 bar = 0.987 atm) y Jkg^{-1} (1 bar = 100 Jkg^{-1}) en el pasado reciente.

Es muy importante notar que el potencial agua es una propiedad intensiva, resultando por lo tanto independiente de las masas o los volúmenes de agua considerados. Así, el agua tenderá a moverse de 10 ml de solución de $\Psi_a = -0.2$ MPa a 10 litros de solución cuyo $\Psi_a =$ es de -1.2 MPa, a pesar que el volumen y el contenido energético total de la segunda masa es mayor (la analogía con la temperatura como parámetro que define el intercambio de calor independientemente del contenido calórico de dos masas resulta evidente).

La definición formal enunciada más arriba puede clarificarse, para los fines presentes, si se lo considera en relación a algunas situaciones operativas análogas a las que pueden interesar al considerar las relaciones hídricas de una célula. Consideremos las relaciones entre dos masas de agua: una (A) pura, sometida a presión atmosférica, a 25° C y a una elevación arbitraria; la otra (B) sometida a condiciones variables a voluntad. A y B se hallan separadas por una membrana permeable solo al agua, y esta membrana es absolutamente rígida.

Consideremos la situación donde A y B tienen la misma temperatura y elevación, pero el agua en B se halla sometida a una presión hidrostática superior en 0.2 MPa a la que se ejerce sobre el sistema de referencia. Las moléculas de agua en B tendrán mayor energía libre, y el agua tenderá a moverse de B hacia A en forma espontánea. Podemos decir que el potencial agua de B es mayor que el de A y como éste es 0 por definición, el potencial agua de B será positivo. Esto concuerda con la definición formal: para mover agua de A hacia B habrá que entregar trabajo al sistema, el sistema gana energía. La convención de signos utilizada asigna el (+) a esta entrega de trabajo.

La presencia de solutos es otra condición que modifica el potencial agua. En una primera

aproximación, se puede visualizar este efecto como resultado de una dilución (hay menos moléculas de agua en proporción al total), si bien es cierto que existen otras interacciones solvente-soluto que reducen la energía libre de las moléculas de agua. Si se le agrega un soluto a la masa B el agua tenderá a moverse, a través de la membrana semipermeable, desde la masa A, donde su concentración es mayor (estado de referencia) hacia la masa B donde su concentración es menor, siendo iguales la temperatura y la presión hidrostática de ambas masas. Se puede decir que la masa B tiene un potencial agua negativo, ya que el sistema puede entregar trabajo al moverse el agua espontáneamente del sistema de referencia hacia B.

Los fenómenos que ocurren en las interfases agua-sólido y agua-sólido-aire también modifican el potencial agua. En las interfases agua-sólido puede tener lugar el fenómeno de adsorción, cuando las cargas superficiales del sólido, actuando sobre las uniones hidrógeno del agua, retienen fuertemente algunas moléculas de agua, reduciendo así la energía libre promedio de todas las moléculas. Estos efectos son muy importantes cuando la interfase agua-sólido es grande, cosa que ocurre en las soluciones coloidales. Fuerzas mátricas o interfaciales de este tipo adquieren importancia en el caso del potencial agua de células jóvenes (que contienen una concentración apreciable de coloides) o en el suelo, según el contenido de arcilla y materia orgánica. La interacción entre el agua y las paredes de un tubo capilar (interfase agua-sólido-aire) genera tensiones que tienden a producir el ascenso de líquido en el tubo capilar. Estas tensiones son mayores a medida que disminuye el radio del capilar, y actúan como una presión hidrostática negativa, disminuyendo la energía libre de las moléculas de agua. Tensiones de esta naturaleza, originadas en fenómenos capilares, son importantes para determinar el potencial agua del suelo, en las terminales del xilema y en las paredes celulares de la planta. Las fuerzas mátricas siempre disminuyen el potencial agua con respecto a aquel estado de referencia. Es importante notar que un análisis de mayor rigor termodinámico lleva a la noción que la mayor parte de los efectos del potencial mátrico podrían englobarse en los conceptos de potencial osmótico y potencial de presión, pero nosotros seguiremos la descripción que antecede por razones de simplicidad.

Finalmente otra condición que puede afectar el potencial de una sustancia es la acción de los campos de fuerza (eléctricos, gravitatorios, magnéticos). En el caso del agua, el único campo capaz de ejercer una fuerte influencia es el gravitatorio. La influencia de este campo puede ser importante si se analiza el potencial agua en distintos puntos de un árbol de cierta altura. Una masa de agua a 30 m tendrá mayor potencial que aquella que se encuentra al pie del árbol.

En la discusión que antecede, se han tratado los efectos de las distintas condiciones por separado, pero el caso corriente es que el agua en una célula o en el medio circundante se halle sometida a la influencia de dos o más de estas condiciones. El problema de determinar el potencial agua de estas situaciones resulta sencillo, ya que los efectos de los distintos componentes del potencial son aditivos. La suma algebraica de las magnitudes de los distintos componentes del potencial agua es igual al potencial agua total:

$$\Psi_a = \Psi_o + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g$$

donde Ψ significa potencial, y los subíndices a, o, p, m y g significan agua, osmótico, de presión, mátrico y gravitatorio, respectivamente. El Ψ_o representa el componente derivado de la presencia de solutos, y puede ser 0 o asumir valores negativos. El Ψ_m representa los efectos mátricos, y puede

tener valores nulos o negativos. El Ψ_p puede asumir valores positivos o negativos según el agua esté sometida a presión o tensión. Por último el Ψ_g representa la influencia del campo gravitatorio y normalmente es positivo, si bien esto depende de la posición elegida para el estado de referencia.

Cuantificación de los componentes del potencial agua

Es posible medir o calcular el valor de los distintos componentes del potencial agua. El potencial osmótico, para soluciones diluidas, depende del número de partículas en solución, independientemente del tipo de partícula (molécula no disociada o ion). Tanto por medición directa como partiendo de principios termodinámicos, es posible demostrar que:

$$\Psi_o = - RT C_s$$

donde R es la constante de los gases, T la temperatura absoluta, y C_s la concentración de partículas (moles de partículas por litro de solución). Esta relación indica que Ψ_o es una función directa y lineal (en condiciones ideales) de la concentración.

Si se considera la situación en que una masa de solución se halla rodeada de una membrana semipermeable y extensible, la entrada o salida de agua hará variar el volumen, y por ende la concentración, de la masa incluida en la membrana.

Dado que:

$$C_s \cdot V = k$$

donde V es volumen y K una constante, Ψ_o resulta, para las condiciones definidas, una función del volumen. Para la masa de solución rodeada por una membrana semipermeable, el potencial osmótico aumenta (se hace menos negativo), con el incremento de volumen.

El potencial mátrico generado en la interfase agua-sólido-aire depende del diámetro del poro ocupado, dándose la siguiente relación:

$$\Psi_m = \frac{-4 \sigma}{d}$$

donde σ (sigma) es la tensión superficial del agua, y d el diámetro del poro. Los valores del potencial mátrico debido a efectos capilares se hacen más negativos a medida que disminuye el tamaño del poro. Esto tiene importancia para el análisis del potencial agua a nivel de los microcapilares de la pared celular de la hoja, donde se generan potenciales mátricos variables según el tamaño de poro ocupado. En contraste con el Ψ_m generado en la interfase agua-sólido-aire, resulta muy complejo estimar los valores del potencial mátrico generados por las macromoléculas coloidales en el citoplasma. Este depende de cada especie molecular y en especial, de la cantidad de superficie expuesta por unidad de volumen de la molécula y la distribución de cargas localizadas en la misma.

Para la mayoría de los casos en que se consideran los componentes del potencial agua en plantas de bajo porte, resulta despreciable el efecto de Ψ_g . No obstante, en árboles este componente

puede ser importante. Se puede enunciar la siguiente relación:

$$\Psi_g = \rho \cdot g \cdot h$$

donde ρ (ρ) es la densidad del agua, g la aceleración de la gravedad y h la distancia al plano de referencia.

En una célula, la importancia relativa de los distintos componentes del Ψ_a varia según el compartimento celular que se considere (Fig. 2). Para el protoplasto de una célula madura de una planta de escaso porte, muy vacuolada (el potencial mátrico debido a los coloides celulares y el potencial gravitatorio se pueden ignorar), se puede considerar, en primera aproximación, que el potencial agua esta dado por:

$$\Psi_a = \Psi_o + \Psi_p$$

Sin embargo, si uno considera los compartimentos pared, citoplasma y vacuola de esa misma célula (Fig. 2), se observa que la proporción del agua celular varia entre compartimentos y que la magnitud de los componentes activos del potencial agua también tienen una importancia variable, y hasta signo diferente en un compartimento y otro (caso de Ψ_p en pared y en los otros compartimentos). Nótese, no obstante, que la suma algebraica de los potenciales activos en cada compartimento es igual para los tres compartimentos, es decir el potencial agua es igual en los tres. La significancia de esto quedará expuesta en la sección siguiente, pero ahora conviene aceptar la noción que aún en compartimentos adyacentes, los componentes activos del potencial agua pueden tener magnitudes y hasta signos diferentes. El otro mensaje de la Fig. 2 es que la aproximación indicada arriba para el protoplasto (y hasta para la célula entera, incluyendo la pared) es aceptable dado que la mayor parte del agua celular está en la vacuola.

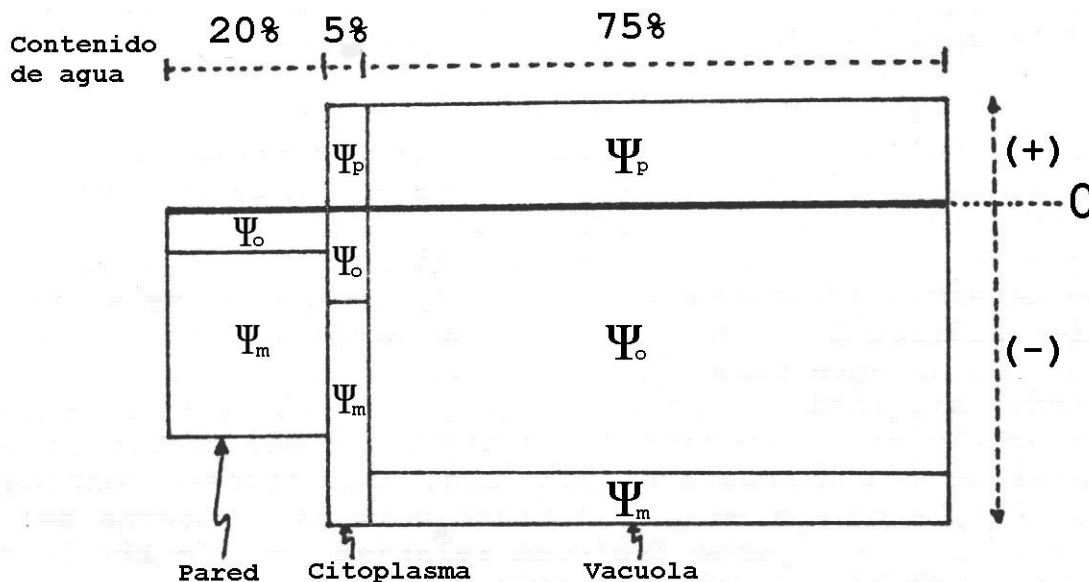


Fig. 2: Componentes del potencial agua (Ψ_a) en pared, citoplasma y vacuola de una célula vegetal madura.

El intercambio de agua entre la célula y el medio

Las magnitudes del potencial agua dentro y fuera de la célula determinan si habrá intercambio neto de agua entre esos dos compartimientos, y en caso de que haya intercambio neto, la dirección en que éste se produce. Para el análisis de las relaciones hídricas de la célula vegetal, resulta útil volver a la simplificación de la célula considerada como un protoplasto extensible, rodeado de una membrana semipermeable y alojado en una pared poco extensible. La simplificación puede extenderse más si se considera una célula madura, dotada de vacuola grande y conteniendo pocos coloides, el medio se reduce a agua o soluciones sometidas a presión atmosférica y se supone que todo el sistema se encuentra a la misma temperatura. Una célula aislada de un alga como Chara o Nitella sumergida en un vaso de precipitación conteniendo agua o solución responde aproximadamente a estas especificaciones.

Considerando los componentes del potencial agua en el medio y la célula, se puede enunciar las siguientes ecuaciones:

$$\Psi_{a \text{ medio}} = \Psi_{o \text{ medio}} \quad (\Psi_p; \Psi_m; \text{ y } \Psi_g \text{ son siempre } 0)$$

$$\Psi_{a \text{ cel.}} = \Psi_{o \text{ cel.}} + \Psi_{p \text{ cel.}}$$

Si el $\Psi_{a \text{ medio}} = \Psi_{a \text{ cel.}}$ no habrá intercambio neto de agua, si no se cumple esta igualdad, habrá intercambio neto, pasando agua de la zona de mayor a la de menor potencial agua.

Si se parte de una célula que ha perdido agua a tal punto que el volumen del protoplasto se ha contraído hasta separarse la membrana plasmática de la pared (este estado se conoce como plasmólisis, y se puede observar al microscopio). El potencial agua de la misma puede tener un valor de, por ejemplo -1.2 MPa, y es determinado únicamente por el Ψ_o , ya que no se ejerce presión hidrostática sobre el contenido de la célula. Si la célula se sumerge en agua pura ($\Psi_a = 0.0$ MPa), comenzará a entrar agua a la misma, siguiendo el gradiente de potencial agua. Aumentará el volumen y el Ψ_o (se hará menos negativo) del protoplasto, pero el valor de Ψ_p continuará siendo nulo. Este proceso continuará hasta que el plasmalema se haya adosado a la cara interna de la pared. A partir de ese punto (volumen relativo igual a 1), la entrada continuada de moléculas de agua determinará la existencia de una presión hidrostática ejercida por el contenido de la célula sobre el protoplasto. Esta presión de turgencia es igual y opuesta a la presión ejercida por la pared sobre el protoplasto. El agua es muy poco compresible, y la pared celular es bastante rígida. Gracias a ello, la entrada de cantidades relativamente pequeñas de agua producen aumentos considerables de Ψ_p , mientras que Ψ_o continua aumentando en función del cambio de volumen.

La entrada neta de agua a la célula continuará hasta alcanzar la situación donde:

$$\Psi_{p \text{ cel.}} + \Psi_{o \text{ cel.}} = \Psi_{a \text{ cel.}} = 0 = \Psi_{a \text{ medio}} = \Psi_{o \text{ medio}}$$

En este estado la turgencia es máxima y el potencial agua de la célula está en equilibrio con el medio. Si en vez de agua, el medio exterior está constituido por soluciones de distinta concentración, en cada caso se alcanzará un equilibrio distinto, donde el protoplasto puede alcanzar volúmenes iguales o menores al máximo, y Ψ_p tendrá valores entre turgencia máxima y 0.

Una vez que el protoplasto se separa de la pared celular y a volúmenes relativos menores que 1 el $\Psi_p = 0$. Aquella situación en que $\Psi_p = 0$ y el volumen del protoplasto es igual al del receptáculo delimitado por la pared se conoce como el de plasmólisis incipiente. Conociendo el Ψ_a de la solución que produce plasmólisis incipiente en una célula, y suponiendo que la variación de volumen del protoplasto entre su estado de turgencia original y plasmólisis incipiente no es importante, se puede estimar el Ψ_o de la célula en su estado original.

Frecuentemente se utiliza el contenido relativo de agua (CRA = contenido de agua actual/ contenido de agua con el tejido a máxima hidratación) como indicador de su estado hídrico, y la medición de esta variable es técnicamente mucho más sencilla que el volumen celular. Se puede analizar la variación en los valores de los componentes del Ψ_a en función del CRA en vez del volumen celular (Fig. 3). En los valores de CRA para los que el $\Psi_p = 0$, el Ψ_o y el Ψ_a son iguales. A valores de CRA mayores a 0.8, Ψ_p y Ψ_a asumen valores crecientes, hasta que a máxima hidratación (CRA= 1.0) Ψ_a se hace igual a cero y Ψ_p asume su máximo valor. Los valores de Ψ_o para valores de CRA entre 0.5 y 1.0 varía con la cantidad de agua en el tejido, ya que a mayor CRA mayor dilución de los solutos y mayor valor de Ψ_o .

El uso del Ψ_a como variable crucial para determinar la dirección de movimiento del agua en un sistema en el que el Ψ_a es la fuerza motriz para el movimiento del agua, es la base de una técnica sencilla para la estimación del Ψ_a en un tejido compacto (por ejemplo, parénquima de tubérculo de papa). Se colocan discos de tejido durante cierto tiempo flotando en soluciones de distinto Ψ_a . En la solución en que el material colocado no varía de peso fresco, el Ψ_a del tejido y la solución deben ser equivalentes, ya que no hubo intercambio neto de agua.

Las consideraciones que hemos hecho en relación al modelo simple de una célula aislada flotando en agua o soluciones pueden extenderse a las relaciones hídricas de una célula del mesófilo (donde el agua de la pared puede hallarse bajo tensión), y al intercambio de agua entre células vecinas. En estos casos, como en el ejemplo simple utilizado, la predicción acerca de la dirección de un posible intercambio de agua debe basarse en el análisis del potencial agua en los distintos puntos del sistema analizado. Si existen diferencias de Ψ_a , independientemente de los valores de cada uno de sus componentes en cada punto del sistema, el agua se moverá a través de una o más membranas semipermeables desde la zona de mayor a menor Ψ_a .

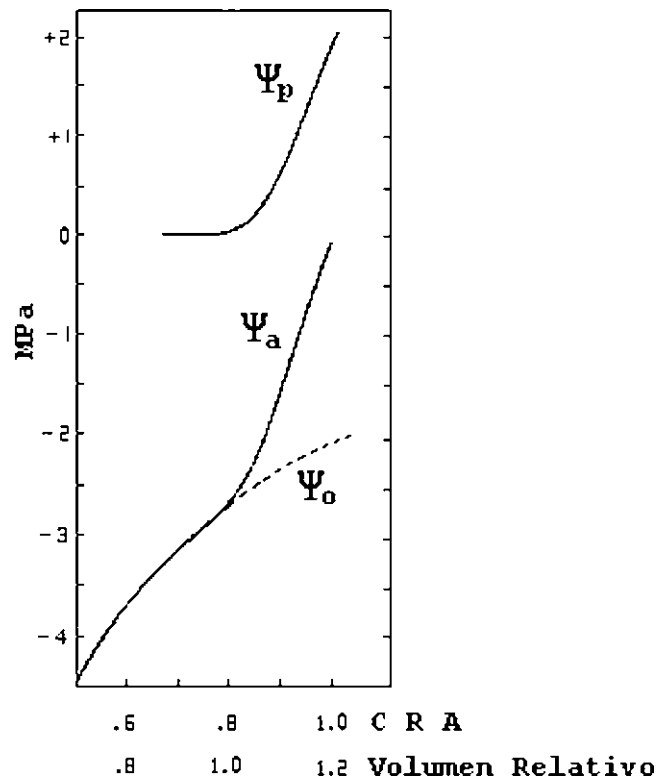


Fig. 3: Variación del potencial agua (Ψ_a), el potencial osmótico (Ψ_o) y el potencial de presión (Ψ_p) en función del contenido relativo de agua (CRA).

$$\text{CRA} = \frac{\text{contenido de agua actual}}{\text{contenido de agua a saturación}}$$

Datos basados en mediciones de Ψ_a en hojas de Cornus sanguinea.

PROBLEMAS

1- Grafique las relaciones entre Ψ_a , Ψ_o y Ψ_p y el volumen relativo del protoplasto para dos células. La célula A tiene pared más rígida, la célula B una pared más extensible. Asuma en ambos casos que $VR=1$ se alcanza a plasmólisis incipiente, y además que el aumento máximo del volumen del protoplasto por arriba de $VR=1$ difícilmente exceda 5% en el tejido de pared más flexible. Analice las causas de las diferencias entre ambos gráficos.

2- El agua en los intersticios del suelo en contacto con las células epidérmicas de una raíz de poroto tiene un Ψ_a de -0,03 MPa. Las células epidérmicas de la raíz tienen un Ψ_o de -0,5 MPa, y un Ψ_p de 0,3 MPa. Se desea saber en qué dirección se moverá el agua en este sistema.

3- Muestras de parénquima de tubérculo de papa se colocaron en soluciones de distinto Ψ_a durante 1 hora. Terminado este período se determinó el cambio de peso producido en cada muestra con respecto a su valor original, obteniéndose los siguientes resultados:

Ψ_a solución externa (MPa)	Cambio de peso (% del orig.)
-0,7	-14
-0,6	- 7
-0,5	- 2
-0,4	+2.5
-0,3	+ 6
-0,2	+ 8

Estime el Ψ_a del tejido al iniciarse la experiencia.

4- Trozos de tejido de hoja fueron colocados en agua pura y en soluciones cuyos potenciales osmóticos eran: -0,1, -0,3 y -0,7 MPa, y dejados en ella hasta alcanzar el equilibrio. En la solución de -0,7 MPa, las células se plasmolizaron incipientemente y el volumen disminuyó en un 3% y en la de -0,3 MPa conservaron el mismo volumen que tenían originalmente; en la solución de -0,1 MPa y en agua pura hubo aumento de volumen.

Se desea saber el valor de Ψ_a , Ψ_o y Ψ_p de la hoja en su estado original.

ABSORCIÓN DE AGUA POR LA RAÍZ

Localización

La zona meristemática de una raíz en activo crecimiento se halla recubierta por la caliptra, y consta de numerosas células pequeñas, prácticamente sin vacuolas, que forman un tejido compacto. A medida que crece este meristema, deja atrás una zona donde la división celular se hace cada vez menos frecuente y se produce la rápida elongación de las células y su progresiva diferenciación. Resulta posible distinguir, una vez completada la primera fase de diferenciación, la epidermis, la corteza y el cilindro central. La diferenciación no es pareja para todos los tejidos y a distancias crecientes del ápice se pueden observar haces floemáticos, haces xilemáticos, endodermis y pelos radicales. A medida que el ápice continúa alejándose de la zona recientemente diferenciada, comienza la suberificación de la epidermis, por lo común desaparecen los pelos radicales y luego comienza el crecimiento secundario. Hay un aumento del diámetro del cilindro central por actividad cambial que lleva a la destrucción de la corteza. Es común que también inicie su actividad el felógeno, meristema que da origen a capas de células suberificadas que rodean la raíz de un tejido corchoso. En aquellas especies que no presentan crecimiento secundario, es común observar el engrosamiento de las paredes de las células endodérmicas por deposición de suber y lignina. A distancias variables del ápice, se produce la ramificación de la raíz. Los meristemas que dan origen a estas ramificaciones derivan, por lo general, de células del periciclo, y el crecimiento de las mismas se produce a través de la corteza y la epidermis.

Estudios funcionales y anatómicos sobre la absorción de agua por las raíces indican que la zona apical propiamente dicha absorbe poca agua (Fig 4). Sigue una zona de largo variable donde la absorción es máxima, y luego la capacidad de absorción decae nuevamente (Fig. 4). Estas variaciones espaciales se han explicado en función de la anatomía de la raíz: la zona apical (caliptra y meristema) absorbe poca agua porque el tejido es compacto y carece de xilema. La absorción es máxima donde el xilema está diferenciado y las barreras al pasaje de agua son menos importantes. A medida que aumenta el grado de suberificación de los tejidos, decae nuevamente la absorción. El largo de la zona de máxima absorción varía con las especies y las condiciones ambientales (1 a 20 cm), siendo común observar que en especies de crecimiento lento, o en raíces que han estado sometidas a déficits hídricos o bajas temperaturas, que la proporción de raíz no suberizada es muy pequeña. Si bien la suberización reduce marcadamente la absorción, no la elimina por completo. En raíces de pino sometidas a una diferencia de potencial agua de 0,04 MPa la absorción fue de $178 \text{ mm}^3 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ para raíces no suberizadas, $6,6 \text{ mm}^3 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, para raíces de 1,3 mm de diámetro y $36,6 \text{ mm}^3 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ para raíces de 3 mm de diámetro; en los dos últimos casos se trataba de raíces suberizadas. La mayor permeabilidad de las raíces de 3 mm de diámetro se atribuyó en parte al mayor número de fisuras en el periderma. En muchas especies arbóreas a pesar de que presentan pocas raíces no suberificadas, la absorción de agua es alta debido a la gran extensión del sistema radical.

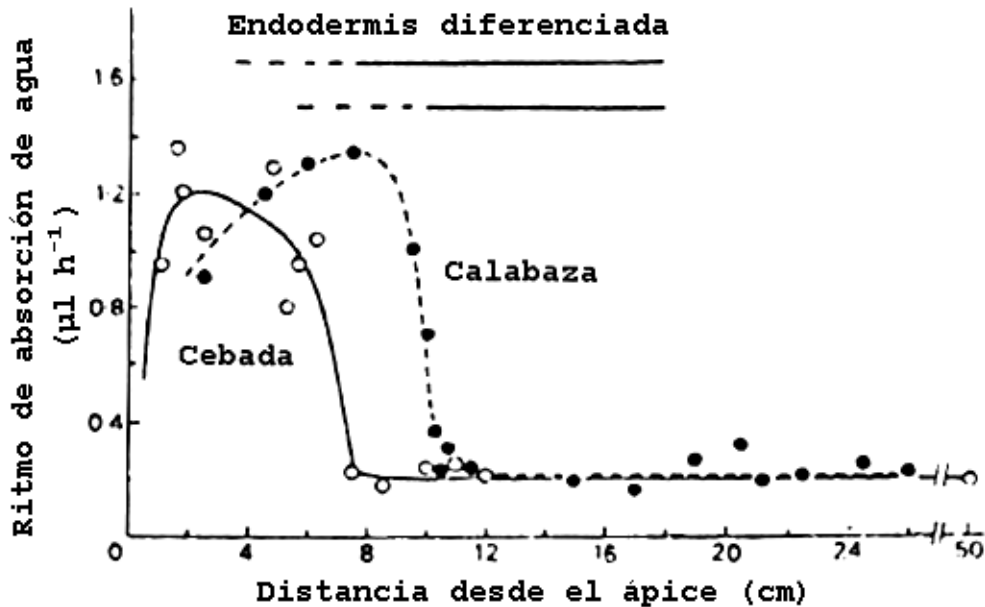


Fig.4: Tasa de absorción de agua medido en pequeños segmentos consecutivos (3.5 mm) de raíces intactas de cebada (*Hordeum vulgare*) y de calabaza (*Cucurbita pepo*), a partir del ápice.

Movimiento radial del agua en la raíz

En la zona de absorción más rápida, una parte del agua que se halla en contacto con la cara externa de las células epidérmicas (pelos radicales y otras células de la epidermis) puede ser arrastrada por flujo masal hacia el interior de la corteza. Hasta llegar al cilindro central (Fig.5), este movimiento masal sigue la red tridimensional de paredes celulares (los grandes espacios intercelulares de la corteza por lo general están libres de agua). Una parte del flujo total puede producirse por difusión por las paredes, o pasando a los protoplastos de las células corticales y de ahí hacia el cilindro central por los plasmodesmos que unen estas células. El conjunto de paredes y espacios intercelulares se denomina apoplasto, y la red interconectada de protoplastos, el simplasma. La proporción de agua absorbida que sigue las vías apoplástica y simplástica depende de las resistencias que ofrecen ambos caminos.

La estructura particular de la endodermis (Fig.5) confiere a la misma una elevada resistencia al pasaje de agua. La presencia de las bandas de Caspari, banda suberizada en las paredes radiales y transversales de las células endodérmicas, y la fuerte adhesión de los protoplastos a estas zonas suberizadas, bloquea el pasaje de agua por las paredes celulares. En consecuencia el pasaje del agua en este sitio ocurre forzosamente a través de las membranas y los citoplasmas de las células endodérmicas.

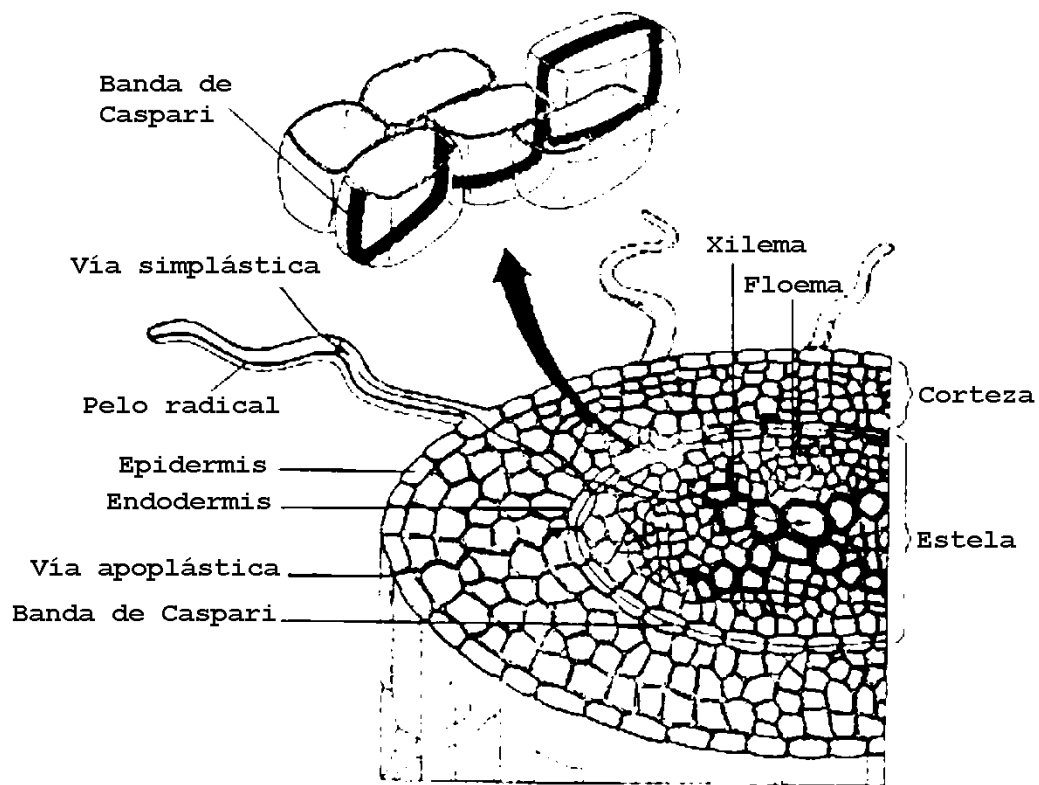


Fig. 5: Esquema de corte transversal de una raíz en la zona de mayor absorción, donde se muestran las dos vías de movimiento de agua: apoplástica y simplástica. En detalle se observa la localización de las bandas de Caspari. (Taiz y Zaiger, 1992).

La continuidad de la endodermis se halla interrumpida por las ramificaciones laterales de la raíz; en estos puntos el agua puede circular por las paredes celulares. No está claro que proporción del agua absorbida atraviesa las membranas endodérmicas y que fracción circula por las paredes. Las condiciones ambientales (temperatura y aireación en particular) pueden afectar marcadamente la resistencia que ofrece la raíz al pasaje de agua y por otra parte, la resistencia de raíces recién muertas al movimiento del agua es muy baja. Además, pueden generarse dentro del xilema de la raíz presiones hidrostáticas positivas de cierta magnitud, sin que el agua salga masivamente al medio externo. Estas evidencias, entre otras, sugieren que la mayor parte del agua que llega a los vasos debe hacerlo pasando por los protoplastos de la endodermis.

El pasaje de agua a través de la endodermis se realiza siguiendo un gradiente de potencial agua generado entre ambas caras de esta barrera. En plantas que se hallan transpirando activamente, la concentración de solutos en los vasos es muy baja, y el Ψ_a depende fundamentalmente de la tensión a la que se hallan sujetos los hilos de agua en el xilema. Esto constituye la situación más frecuente, pero en ciertas condiciones en las que la transpiración es baja, los solutos segregados por las células que rodean a los vasos se acumulan en éstos y determinan un descenso del Ψ_o , el cual se

convierte en un componente importante del Ψ_a en el xilema de la raíz. La entrada de agua debida a este descenso del Ψ_a genera una presión hidrostática positiva dentro de la raíz. Esta presión radical puede alcanzar valores de 0.1 MPa o más, y es la responsable del fenómeno de gutación, la exudación de gotas de líquido que se puede observar en las puntas y los márgenes de las hojas bajo condiciones de baja o nula radiación.

Factores que afectan la permeabilidad radical

De acuerdo con la discusión precedente, la barrera de mayor importancia para el movimiento de agua en la raíz se halla en las membranas de la endodermis. No es extraño, entonces que los efectos de los factores ambientales sobre la permeabilidad de la raíces se asemejen a la influencia de los mismos factores sobre la permeabilidad de las membranas en general.

Cuando se consideran las respuestas de cualquier proceso o variable fisiológica a las condiciones ambientales (en este caso, la permeabilidad radical), es importante distinguir tres escalas temporales. Estas corresponden a las respuestas inmediatas, las respuestas aclimatativas, y las respuestas adaptativas. Las respuestas inmediatas son las que se observan cuando se modifica la intensidad del factor ambiental en cuestión, tal como ocurre cuando se modifica la apertura de los estomas al variar la intensidad de luz. Estos efectos se ponen en evidencia en pocos minutos o, en algunos procesos, segundos, y por lo general no involucran cambios cuantitativos o cualitativos en el elenco enzimático de las células. Las respuestas aclimatativas, en contraste, ocurren sobre un período de horas o días, e involucran cambios cuantitativos o cualitativos en el elenco enzimático de las células. Así, la aclimatación de una hoja a una condición de menor sombreado puede requerir la síntesis de enzimas y pigmentos adicionales a las existentes antes del cambio de nivel de sombreado. Por último, los cambios adaptativos también involucran cambios cuantitativos o cualitativos en el elenco enzimático de las células, pero requieren el transcurso de varias generaciones en la población que sufre el proceso adaptativo. En ese proceso adaptativo, tiene lugar la selección natural de los individuos mejor adaptados, de tal manera que si al cabo del mismo comparamos la población original y la resultante del proceso adaptativo, encontraremos diferencias en, por ejemplo, las cantidades de enzimas o pigmentos particulares entre individuos de ambas poblaciones cuando se cultivan bajo condiciones idénticas. Ello refleja un cambio en la constitución genética de los individuos de ambas poblaciones. Los cambios adaptativos, entonces, ocurren a nivel de población e implican cambios en la constitución genética de esas poblaciones, y requieren varias generaciones bajo presión selectiva. Los respuestas inmediatas y aclimatativas, por contraste, tienen lugar a nivel de individuo y no implican un cambio en la constitución genética del mismo.

La temperatura modifica marcadamente la resistencia radical al movimiento de agua (Fig. 6). La viscosidad del agua disminuye con el aumento de la temperatura, y esto contribuye a la reducción de la absorción por parte de las raíces expuestas a bajas temperaturas. Aún corrigiendo los valores observados para eliminar el efecto de la viscosidad, queda un efecto residual muy importante, que indica que la temperatura afecta directamente la resistencia ofrecida por las estructuras radicales. Hay variaciones específicas en esta respuesta a la temperatura; las especies que crecen normalmente en regímenes de baja temperatura (coliflor en la Fig. 6), no alteran su resistencia al flujo de agua (corregido por el efecto de viscosidad) hasta que alcanzan temperaturas más bajas de las que afectan el comportamiento de raíces de especies de climas templados o cálidos (algodón, Fig. 6). Estas diferencias específicas serían ejemplos de modificaciones adaptativas. Sin embargo, es importante

señalar que, dentro de ciertos límites, plantas de una misma especie (coliflor o algodón) pueden aclimatarse a las bajas temperaturas; plantas cultivadas a temperaturas bajas absorben más agua que individuos de la misma especie cultivadas a temperaturas más altas cuando a ambos grupos se les enfrían las raíces.

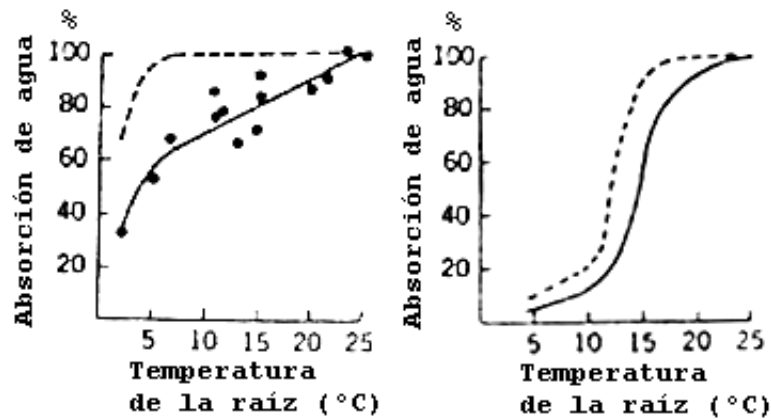


Fig. 6: Efecto de la temperatura radical sobre la absorción de agua por plantas de coliflor (a) y algodón (b). La línea continua representa los valores observados, la línea punteada la misma corregida por el efecto de la temperatura sobre la viscosidad del agua.

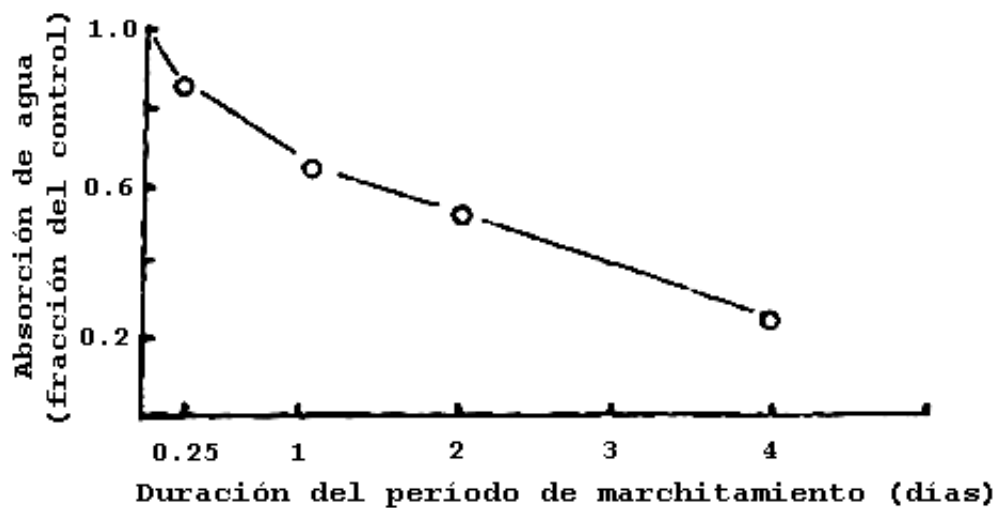


Fig. 7: Efecto de la duración del período de marchitez sobre la absorción de agua por sistemas radicales de tomate. Estos datos se obtuvieron con sistemas radicales separados de las plantas al término del tratamiento y conectados por xilema a una tensión de 0,05 MPa y se expresan como porcentaje de los valores observados en plantas de control.

La absorción de agua por parte de sistemas radicales intactos puede reducirse severamente por la acción de un estrés hídrico intenso (Fig. 7). No se sabe con certeza el origen de esta respuesta, pero es probable que la inhibición del crecimiento radical y el aumento de la proporción de raíz que queda cubierto de suber sean factores importantes.

La permeabilidad de la raíz se ve severamente afectada por el grado de aireación (Fig. 8), y períodos breves de inundación son capaces de producir la marchitez de plantas susceptibles que crecen en suelos inundados. Si la deficiencia en la aireación es prolongada, puede ocurrir la muerte total o parcial del sistema radical. La existencia de impedimentos a la aireación está asociada al aumento en el tenor de CO_2 en los tejidos y una disminución de O_2 . En general, la permeabilidad radical está muy influenciada por el nivel de actividad metabólica de la célula, y es probable que haga falta un continuo gasto de energía para mantener la estructura de la membrana y asegurar su funcionalidad. Recuérdese que la célula regularía la permeabilidad al agua mediante el agregado o remoción de grupos fosfato a las acuaporinas. La respuesta de la absorción radical a la aplicación de inhibidores de la respiración, como el cianuro, produce efectos similares a la falta de aireación. Esto lleva a pensar que ambos factores a través de su efecto sobre el mecanismo respiratorio, determinarían alteraciones de permeabilidad. Sin embargo, aún carecemos de una explicación satisfactoria de como estos factores alteran la permeabilidad de las membranas. A semejanza de lo que se observa para la temperatura, hay diferencias específicas muy marcadas en cuanto a resistencia a condiciones de aireación restringida, y también se ha comprobado que las plantas pueden aclimatarse en alguna medida a cambios en estas condiciones.

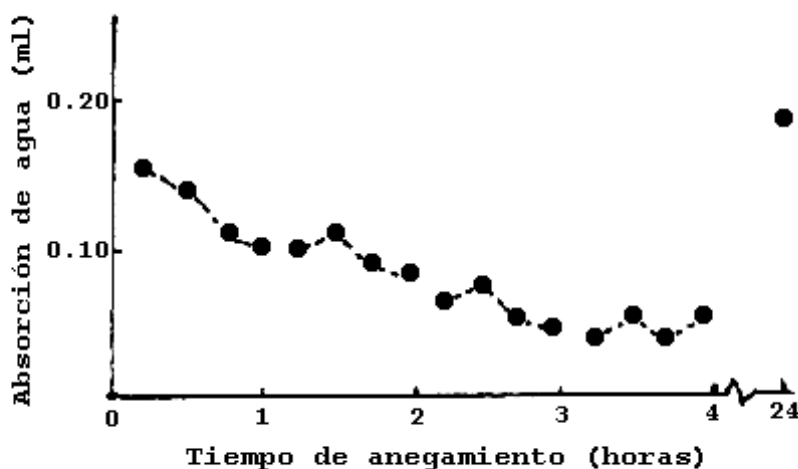


Fig. 8: Influencia del anegamiento sobre la permeabilidad de sistemas radicales de tabaco. Las mediciones fueron hechas con sistemas radicales decapitados y conectados a una línea de vacío donde la succión era de 0,02 MPa. El aumento de permeabilidad luego de 24 horas de anegamiento se debe a la muerte de células.

MOVIMIENTO DEL AGUA EN EL SISTEMA VASCULAR

El agua circula desde las raíces hasta las hojas por aquellos elementos de xilema que ofrecen menor resistencia al flujo: los vasos y las traqueidas. Estos elementos de conducción recorren

prácticamente toda la planta, desde la zona cercana a los ápices radicales hasta las terminaciones vasculares en el mesófilo, donde se encuentran millares de terminaciones por centímetro cuadrado de hoja. Estas terminaciones consisten en filas simples de elementos conductores rodeados de una capa (generalmente de sólo una célula de espesor) de tejido compacto: vaina parenquimática. Esta aísla los elementos vasculares del contacto directo con la atmósfera del mesófilo. Las terminaciones son tan numerosas que son pocas las células del mesófilo que se hallan separadas de una terminación por más de dos células. La mayor parte de la corriente transpiratoria circula por los lúmenes de los vasos y las traqueidas, siendo pequeña la proporción que lo hace por las paredes de éstas y otras células.

El agua en el xilema de una planta que se halla transpirando activamente se mueve por flujo masal, siguiendo gradientes de presión hidrostática. Estos se generan cuando la hoja pierde agua por transpiración. La hoja que transpira pierde primero el agua ubicada en los capilares de mayor diámetro de la matriz porosa que constituye la pared celular de las células del mesófilo. La interfase agua-pared-aire se ubica entonces en los capilares de menor diámetro generándose un potencial mátrico más negativo, el cual se transmite por cohesión entre las moléculas de agua al xilema de la hoja manifestándose en éste como una tensión (potencial de presión negativo), que se transmite hasta el xilema de la raíz. Esta tensión es capaz de hacer ascender los hilos de agua hasta la copa de los árboles de mayor altura, venciendo el peso de las columnas de agua y las resistencias opuestas a su movimiento.

Lo dicho implica que el agua es capaz de ascender hasta las últimas hojas de árboles de 30-40 metros (y el triple de esa altura en los árboles más altos que se conocen) sin gasto de energía metabólica por parte de la planta. Ha habido mucha discusión acerca de la tensión máxima que puede ejercerse sobre una columna de agua sin que la misma se fracture. Mediciones realizadas en capilares de vidrio indican que agua saturada de aire es capaz de resistir tensiones de 2,0 MPa (lo suficiente para soportar una columna de 200 m de alto), y que el agua pura resiste hasta 30 MPa de tensión. Hay también evidencias experimentales que indican que el agua en los vasos de un árbol que transpira activamente puede hallarse bajo tensiones de hasta 10 MPa. Estas observaciones apoyan la teoría coheso-tenso-transpiratoria de ascenso de agua por xilema, que postula que la pérdida de agua por transpiración genera tensiones suficientemente grandes como para producir el movimiento de agua de la raíz a las hojas, y que la cohesión entre moléculas de agua es más que suficiente para mantener la continuidad de los hilos de agua que circulan en este trayecto.

Bajo condiciones que permitan la manifestación de presión radical, el agua en el xilema puede hallarse bajo presión hidrostática positiva, y se mueve siguiendo gradientes de presión positiva. Esta situación es muy poco frecuente durante el día en condiciones de campo.

TRANSPIRACIÓN

La transpiración puede definirse como la pérdida de agua en forma de vapor por las plantas. Se trata básicamente de un proceso de evaporación. Sin embargo difiere de la evaporación desde una superficie libre de agua porque la transpiración es modificada por la estructura de la planta y el funcionamiento de los estomas, los que operan conjuntamente con los principios físicos que gobiernan la evaporación.

Transferencia de vapor de agua entre el mesófilo y la atmósfera: fuerzas motrices y

resistencias

El agua se evapora desde los capilares de las paredes celulares del mesófilo, difunde en forma de vapor a lo largo de un corto segmento de pared celular, sigue por los espacios intercelulares, las cámaras subestomáticas, los poros estomáticos y la capa límite que rodea a la hoja (Fig. 9). En todo este sistema el vapor de agua difunde siguiendo gradientes de concentración. Fuera de la capa límite se mueve por mezclado turbulento.

Las barreras que se oponen al movimiento del vapor de agua hacia el exterior son: la epidermis, los estomas y la capa límite.

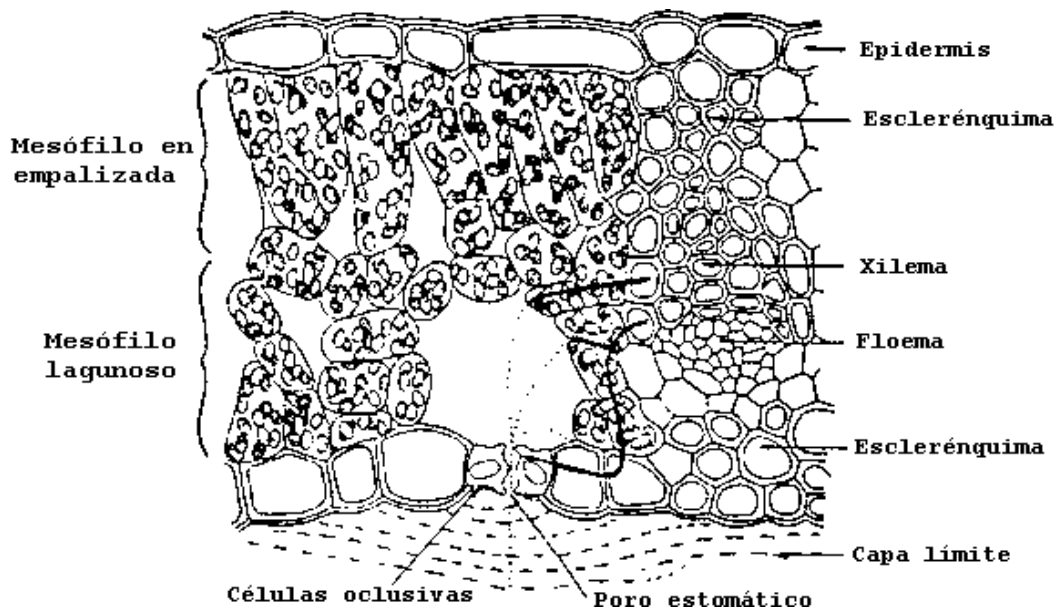


Fig.9: Esquema de corte transversal de hoja y vías del movimiento de agua en fase líquida (———) y fase vapor (-----).

Un modelo analógico de mucha aplicación en fisiología vegetal representa a la transpiración como un flujo de corriente a través de una red de resistencias. Por analogía con la ley de Ohm se puede escribir que:

$$T = \frac{\Delta C}{\Sigma r}$$

Siendo T el flujo transpiratorio, ΔC el gradiente de concentración de vapor de agua entre el mesófilo y la atmósfera, que constituye la fuerza motriz de dicho flujo (también se puede expresar como Δe : gradiente de presión de vapor) y Σr la sumatoria de las resistencias que se oponen al flujo. Expresando T en unidades de $\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\text{ s}^{-1}$ y C en $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$, los valores de la resistencia total resultan en $\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$. Una manera alternativa de expresar las relaciones entre la tasa de transpiración, el gradiente de concentración de vapor de agua, y el estado de los estomas es usando la inversa de la resistencia

o sea la conductancia (g).

Las resistencias cuyos valores se pueden medir o estimar utilizando métodos rutinarios son: la resistencia cuticular (r_c), la resistencia estomática (r_s) y la resistencia de la capa límite (r_a). Es común reemplazar la suma en paralelo de r_c y r_s por una resistencia que integra a ambas, la resistencia foliar (r_l). En ese caso la red se reduce a dos resistencias en serie: r_l y r_a . El valor de r_c generalmente excede en mucho al de r_s , aunque las diferencias entre ambas disminuye a medida que se van cerrando los estomas. Ya que

$$1/r_l = 1/r_s + 1/r_c$$

es posible aceptar la aproximación que $r_l = r_s$, salvo cuando r_s se hace muy alta. Es apropiado notar que si bien r_s se denomina resistencia estomática y el grado de apertura estomática es, por lo general, la determinante más importante de la misma, también incluye las resistencias representadas por el camino de difusión desde los capilares de las paredes hasta el poro estomático y los efectos de la depresión del poro estomático por debajo del plano de la cara externa de la epidermis, si ésta existiera.

La magnitud de la resistencia ofrecida por la capa límite aumenta con el tamaño de la hoja y disminuye con el aumento de la velocidad del viento. Si la hoja posee indumento (escamas o pelos), aumenta la r_a alargando el camino que deben recorrer las moléculas de agua antes de llegar a la atmósfera. Un efecto similar tienen los poros deprimidos y el enrollamiento de las hojas de algunas gramíneas cuando se marchitan.

La capa límite es una resistencia a la difusión del vapor de agua de cierta magnitud precisamente por que las moléculas de agua solamente pueden atravesar esas capas de aire estancas o sujetas a flujo laminar (según la distancia en la superficie de la hoja) por difusión. Cuanto más largo el camino a recorrer (mayor espesor de la capa límite debido a menor velocidad del viento o una reducción de su efecto por el indumento foliar o tamaño de la misma) mayor es esa resistencia.

Estructura y funcionamiento de los estomas

La epidermis foliar, recubierta por la cutícula, constituye una barrera muy efectiva al movimiento de vapor de agua, pero se halla interrumpida por los estomas. Estas estructuras pueden hallarse en ambas caras de la hoja, pero en plantas terrestres son generalmente más frecuentes y a veces se restringen exclusivamente a la cara abaxial. Se encuentran en densidades que varían entre 50 y 500 por mm^2 y constituyen la vía más importante para el intercambio gaseoso entre el mesófilo y la atmósfera.

A los fines de la discusión que sigue, se denomina estoma a la unidad conformada por un poro y las dos células oclusivas que lo rodean. Las células oclusivas se hallan en contacto con las células adyacentes de la epidermis, y en muchos casos se ha comprobado la existencia de relaciones metabólicas muy estrechas entre las células oclusivas y las inmediatamente adyacentes. Estas últimas se denominan subsidiarias en aquellos casos en que son morfológicamente distintas a células epidérmicas normales.

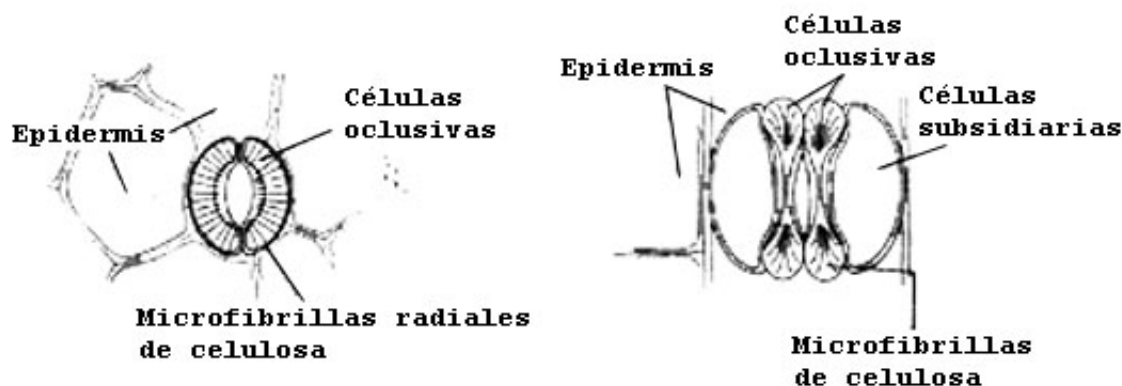


Fig. 10: Estomas de tipo arriñonado (a) y gramínea (b). Los diagramas muestran la disposición de las micelas celulósicas en ambos tipos de células oclusivas. (Taiz y Zaiger, 1992).

Las células oclusivas de plantas dicotiledóneas son arriñonadas; en las monocotiledóneas, particularmente las gramíneas, son alargadas y casi paralelas entre sí (Fig. 10). En muchas especies, la abertura externa del poro se halla en el fondo de una fosa o cripta. La parte central de las paredes ventrales (aquellas que limitan al poro) de las células oclusivas arriñonadas son más gruesas que las dorsales; en los de tipo gramínea toda la pared en la sección central se halla engrosada. Las células oclusivas se hallan fuertemente unidas entre sí en las secciones polares, y las micelas de celulosa en sus paredes se disponen en forma radial (Fig.10). Cuando se genera una presión de turgencia suficientemente alta por entrada de agua a las células oclusivas, el efecto de esta presión sobre la estructura particular de estas células determina la apertura del poro. La disposición radial de las micelas restringe la modificación de la sección de las células, y al aumentar la presión de turgencia, éstas tienden a alargarse. Las caras ventrales resisten el alargamiento, las células se curvan y se abre el poro. Esta descripción es válida también para las células tipo gramínea, si bien en éstas la modificación de la sección se limita casi exclusivamente a los polos de las células oclusivas.

Los estomas responden a numerosos factores ambientales. Por el importante efecto de sus movimientos sobre la magnitud de los intercambios de CO_2 y agua entre la planta y la atmósfera, la presión selectiva sobre las respuestas de los estomas al ambiente es muy grande; esto ha determinado que estas respuestas sean muy complejas. Los estomas responden a diferentes señales externas e internas a la planta, y muchas veces la respuesta a un factor está modulada por otro. Aun quedan sin develar muchos aspectos del control de los estomas por factores ambientales y de la planta, lo que hace difícil un tratamiento integrado y una comprensión cabal de las interacciones entre variables de control. En el tratamiento sencillo del tema que constituye la sección siguiente, se presentan las respuestas a los principales factores externos e internos como si actuaran independientemente. Es importante, entonces, tener siempre presente que bajo condiciones naturales existen interacciones entre variables que no siempre son obvias en la aproximación sencilla utilizada aquí.

Respuesta de los estomas a factores externos e internos

Las respuestas de los estomas se denominan directas cuando el estímulo actúa sobre las células oclusivas e indirectas si actúa, en primera instancia, sobre otras células (por ejemplo las del mesófilo).

Respuesta a la luz

La Fig. 11 muestra una respuesta típica de la resistencia foliar (r_l) a los efectos de la irradiancia. La forma de la curva que relaciona r_l con la irradiancia es similar para muchas especies y edades de hoja, pero puede haber diferencias importantes entre especies en cuanto al valor mínimo de r_l que alcanzan y en cuanto al valor de la irradiancia necesario para determinar ese valor mínimo. La edad de la hoja y las condiciones en que se cultivaron las plantas también pueden influir sobre esa relación. Hay casos de apertura parcial en oscuridad.

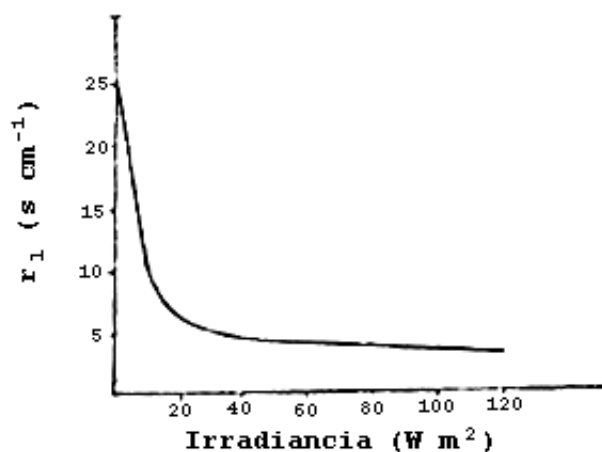


Fig. 11: Influencia del nivel de irradiancia sobre la magnitud de la r_l .

Los estomas responden a la luz por tres vías diferentes. Existe una respuesta directa a la radiación fotosintéticamente activa (RFA), una respuesta directa a la luz azul, y una respuesta indirecta a la RFA.

La respuesta indirecta a la RFA se produce debido a la reducción producida por la fotosíntesis de la concentración de CO_2 del espacio aéreo del mesófilo y la subsiguiente respuesta de los estomas a esa disminución de la concentración de CO_2 .

En la respuesta directa a la RFA el fotorreceptor es la clorofila de las células oclusivas. En la respuesta directa a la luz azul interviene un fotorreceptor aún no identificado, y en la respuesta indirecta a la RFA, el fotorreceptor es la clorofila en las células del mesófilo.

Estos tres tipos de respuestas no ocurren siempre simultáneamente ni en todas las hojas tienen la misma importancia relativa. La respuesta relativa a la luz azul y a la luz roja varía ampliamente entre especies, y aún para hojas de una misma planta que han crecido en diferentes ambientes lumínicos, o en plantas con diferente disponibilidad de agua. En algunos casos sólo se observa la respuesta a la

luz azul. Esto ocurre en hojas sin clorofila o con partes de la lámina sin clorofila. Hay también ejemplos de carencia del efecto directo de la RFA por falta de cloroplastos en los estomas. Por ejemplo, esto sucede en varias especies del género *Paphiopedilum* cuyos estomas son funcionales aunque carecen de clorofila.

Respuesta al CO₂

Los estomas son sensibles a la concentración intercelular de CO₂ (C_i) (Fig. 12). Los estomas se abren cuando C_i disminuye y se cierran cuando aumenta. El mecanismo de acción del CO₂ sobre los estomas aún no se conoce. Los primeros indicios de que los estomas no son sensibles a la concentración de CO₂ en la superficie de la hoja surgieron hace muchos años de la observación de que estomas totalmente cerrados no responden a cambios en la concentración externa de CO₂. Experimentos recientes en las que se ha manipulado independientemente las concentraciones de CO₂ en la superficie externa de la hoja y en la cámara subestomática muestran claramente que el grado de apertura de los estomas depende de la concentración interna y no de la externa.

Entre los factores responsables que al anochecer los estomas se cierran gradualmente, se encuentra el aumento del CO₂ en las cámaras subestomáticas debido a la progresiva disminución de la fotosíntesis, por lo que va aumentando la incidencia del desprendimiento de CO₂ por respiración.

Experimentalmente se puede demostrar este efecto del CO₂ sobre el movimiento estomático de diversas maneras. Por ejemplo, se puede observar que los estomas permanecen abiertos en oscuridad si la planta, al transferirse de la luz a la oscuridad, se la coloca en una atmósfera desprovista de CO₂. Se puede obtener, en cambio, un cierre parcial de los estomas a la luz, cuando se coloca la planta en una atmósfera con alta concentración de CO₂.

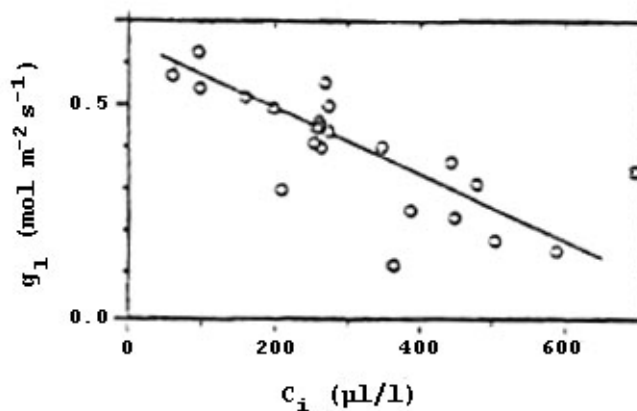


Fig. 12: Respuesta de la conductancia estomática a la concentración de CO₂ en el espacio intercelular en hojas de *Xanthium strumarium*. De Mott (1988) PI Phys 86:200-203.

Respuesta a la presión de vapor de agua

Se ha descubierto que los estomas de muchas especies son sensibles al déficit de presión de vapor (DPV) de agua hoja-aire (es decir la diferencia entre la presión de vapor a saturación a la temperatura de la hoja y la presión de vapor actual del aire que rodea la hoja). Por otra parte, cuando se examina las respuestas de los estomas a la temperatura en condiciones de DPV constante, también puede encontrarse variaciones en resistencia estomática (Fig. 13).

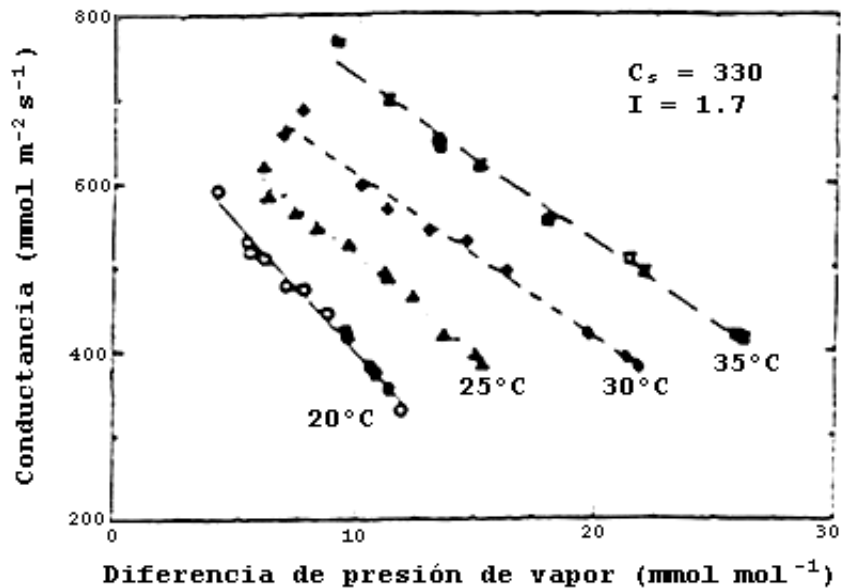


Fig 13: Efectos de la diferencia de presión de vapor hoja-atmosfera (ΔW) y la temperatura (\circ : 20°C, Δ : 25°C, \bullet : 30°C, \square : 35°C) sobre la conductancia foliar (g) de hojas de soja (*Glycine max*) para condiciones de alta irradiancia ($1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y 330 ppm de CO_2 en la superficie externa de la hoja. De Ball, Woodrow y Berry (1987) Progress in Photosynthesis Research. Vol IV.

Se carece por ahora de una adecuada comprensión del mecanismo de control involucrado en esta respuesta. Se ha sugerido que las células oclusivas y subsidiarias tienen una pobre conexión hidráulica con las células de la epidermis y el mesófilo y, a la vez, pierden agua con cierta facilidad desde sus caras internas. Según esta noción, un aumento de transpiración en respuesta a un aumento del déficit de presión de vapor llevaría a un deterioro del balance hídrico de las células oclusivas y a su cierre parcial, aunque no exista un efecto detectable de el aumento de transpiración sobre el potencial agua del mesófilo. Los efectos del DPV sobre la resistencia estomática sirven para enfatizar la necesidad de no limitar nuestra visión del proceso transpiratorio a un modelo físico relativamente estático en la que varía un factor a la vez. Así, en la relación

$$T = \frac{\Delta C}{\Delta r}$$

el DPV (o sea, ΔC) tiene impacto sobre la transpiración tanto porque afecta el numerador como el denominador de esa relación. El efecto neto de un cambio de DPV sobre la tasa de transpiración será, entonces, consecuencia de la interacción entre ambas vías de efecto (cambio en el gradiente y cambio en la resistencia estomática).

Respuesta a la temperatura

La resistencia o conductancia estomática es afectada por la temperatura, tal como se observa en la Fig. 13 si se contrasta los valores de conductancia para un mismo valor de DPV (por ejemplo, para 10 mmol mol^{-1}). Por lo general, la conductancia estomática aumenta con la temperatura hasta un óptimo para luego declinar a altas temperaturas. El valor del óptimo puede cambiar con la especie. Al igual que el caso del DPV, no tenemos aún una comprensión adecuada de las conexiones entre el sistema de control de la apertura estomática y la temperatura. Una parte, al menos, de ese efecto está mediado por los efectos de la temperatura sobre la concentración de CO_2 en la cámara subestomática. La temperatura tiene efectos diferentes sobre las tasas de fotosíntesis y respiración, tendiendo la última a aumentar más que la primera a mayores temperaturas. En consecuencia, el balance entre estos dos procesos tiende a moverse hacia una mayor concentración de CO_2 en la cámara subestomática a medida que aumenta la temperatura. No está demás señalar que en la naturaleza un cambio de temperatura normalmente también afecta al DPV, lo que constituiría una vía indirecta adicional de la acción de la temperatura. En muchas circunstancias, buena parte de las variaciones diarias en conductancia estomática en cultivos bien provistos de agua y fuera del atardecer y el amanecer son explicables por los efectos del DPV y la temperatura.

Respuestas al estrés hídrico

Se sabe hace ya mucho tiempo que los estomas juegan un papel fundamental al regular el intercambio de agua entre la hoja y la atmósfera circundante, y que se cierran en circunstancias en que el suministro de agua desde el suelo es deficiente. Lo que es menos claro es el funcionamiento de los mecanismos de control involucrados en estas respuestas.

Se puede demostrar una asociación entre el potencial agua de las hojas y r_s (Fig. 14), asociación que parece coherente con el papel del estado hídrico de las células oclusivas en la determinación de la apertura y cierre de los estomas, tal como veremos en la sección siguiente. Las informaciones disponibles acerca de las relaciones entre el Ψ_a de la hoja y la r_i , coinciden en que existe un umbral máximo de Ψ_a de la hoja por debajo del cual los estomas comienzan a cerrarse, llamado umbral de sensibilidad estomática. Este umbral puede variar entre $-0,7$ y $-1,8 \text{ MPa}$ y aparentemente depende del potencial osmótico de la hoja, que varía según la especie a que pertenece, el estado ontogénico del individuo y de la hoja, y de su historia previa.



Fig. 14: Respuesta de la magnitud de la resistencia foliar en *Panicum maximum* al potencial agua foliar.

Sin embargo, la asociación entre resistencia foliar y potencial agua foliar del tipo que se muestra en la Fig. 14 no parece ser evidencia de causalidad, o cuando más, es solamente un prueba parcial y limitada. Dos clases de evidencia apuntan a que las conexiones entre el comportamiento estomático y el estrés hídrico no se limitan a los efectos del potencial agua foliar. Una de esas evidencias es que en situaciones de un desecamiento progresivo del suelo, los estomas comienzan a cerrarse antes que se pueda detectar disminuciones en el potencial agua de las hojas. La otra proviene de experimentos en las que se somete el suelo de una maceta a potenciales de presión crecientes a medida que se va desecando el suelo de la maceta. Esto crea una situación en que la reducción del potencial mátrico del suelo que se produce con el desecamiento se ve balanceado por el aumento de potencial de presión, y las hojas mantienen su potencial agua. Sin embargo, los estomas de esas plantas se van cerrando progresivamente a medida que aumenta el grado de desecación del suelo. Estas evidencias sugieren que hay algún otro factor involucrado en el control de los estomas bajo condiciones de estrés hídrico y, por otra parte, que habría algún mensaje que se mueve desde las raíces hasta las hojas cuando se deseca el suelo.

El candidato más fuerte (aunque no el único) para el papel de mensajero raíz-hoja es el ácido abscísico (ABA), uno de los reguladores de crecimiento nativos de las plantas. Se sabe que el ABA produce el cierre estomático a la luz cuando se asperjan las hojas con soluciones de muy baja concentración (10^{-6} M), o cuando se flotan trozos aislados de epidermis en soluciones de ABA. Además, existen mutantes de tomate (*flacca*) y papa (*droopy*) caracterizados por una muy limitada capacidad de sintetizar ABA. Plantas de estos mutantes tienen un muy pobre control estomático y se marchitan fácilmente, recuperando un grado importante de control estomático cuando se aporta ABA exógeno. Estas evidencias apuntan a que el ABA es necesario para el normal funcionamiento de los estomas. Por último, se sabe que un sitio importante de síntesis del ABA son las raíces, y que el contenido de ABA en estos órganos aumenta con el desecamiento del suelo (Fig. 15).

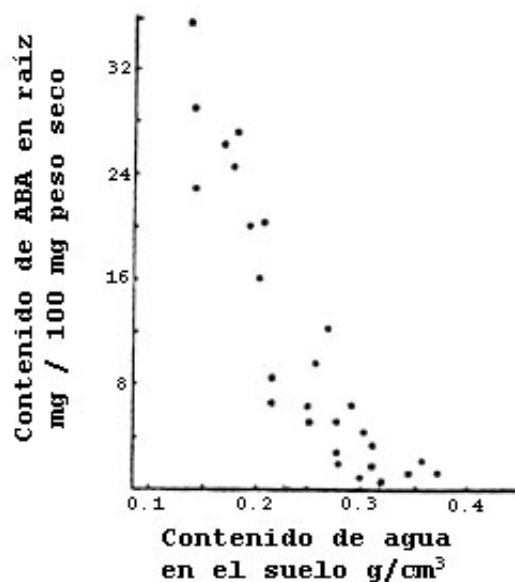


Fig. 15: Relación entre el contenido de ABA en raíces de maíz y el contenido de agua promedio del suelo que rodea a esas raíces.

Resulta difícil establecer una relación firme entre el contenido de ABA de las hojas y la resistencia estomática, posiblemente porque una fracción importante del ABA que llega a las hojas en la corriente transpiratoria queda acumulada en las células del mesófilo, donde no influiría sobre la fisiología estomática. Sin embargo, se ha encontrado una buena correlación entre la concentración de ABA en el xilema de plantas de maíz y la conductancia estomática, tanto cuando ese nivel de ABA deriva de distintos grados de desecamiento del suelo como cuando se inyecta ABA exógeno en la corriente transpiratoria (Fig. 16).

Esta asociación conductancia estomática/concentración de ABA en la corriente transpiratoria se ha encontrado en varias especies. Sin embargo, el análisis cuidadoso de los resultados de experimentos en los que se produce el desecamiento del suelo, sugiere que hay otros niveles de control adicionales al nivel de ABA en el jugo xilemático. Así, cuando se clasificaron los datos del experimento graficado en la Fig. 16 según el estado hídrico de las hojas en el día anterior al de la observación, se observa un aumento de sensibilidad estomática al ABA a medida que se hizo más negativo el potencial agua foliar en el tiempo previo a la observación. Este hallazgo es coherente con una serie de observaciones, hechas con ABA y con otros reguladores de crecimiento para una serie de procesos, donde se comprobó que la respuesta final depende tanto de la sensibilidad del tejido al regulador como de la concentración del mismo. Una interpretación del aumento de respuesta a igual concentración de ABA a medida que el potencial agua de la hoja decreció de valores superiores a -1.3 MPa a menores de -1.6 MPa (Fig. 16), es que la sensibilidad de los estomas ha sido modificada por la exposición previa a potenciales agua bajos.

Aún quedan muchos interrogantes por resolver antes de que podamos tener una descripción completa de las conexiones entre una exposición de una planta al estrés hídrico y los detalles del

control de la conductancia estomática. Estas incluyen, por ejemplo, el papel del mesófilo en el control del nivel de ABA que llega a la células oclusivas, el papel de otros mensajeros raíz-hoja, y la identificación precisa de los sistemas de control de la sensibilidad de los estomas al ABA. A pesar de estas incertidumbres, parece claro que el ABA juega un papel importante en el control de las respuestas al estrés hídrico, y que el papel de la acción directa del potencial agua de las células oclusivas tiene una importancia menor o nula en comparación a lo que sugiere la asociación representada en la Fig. 14. En contraposición, están comenzando a aparecer indicios que el potencial agua foliar podría tener algún papel en la determinación de la sensibilidad estomática al ABA.

Mecanismos fisiológicos de apertura y cierre de estomas

La apertura estomática que se produce en respuesta a la luz o a la disminución del CO_2 en el mesófilo, se debe al aumento relativo del Ψ_p de las células oclusivas con respecto al de las células vecinas. En condiciones de igualdad de Ψ_a en todos los puntos del sistema, esta diferencia de Ψ_p es la resultante de la diferencia de Ψ_o . La disminución del Ψ_o en las células oclusivas se produce por acumulación de solutos. El K^+ es el soluto cuantitativamente más importante. La acumulación de K^+ es balanceada por la acumulación de aniones, principalmente malato y Cl^- . En el interior de las células oclusivas se forman ácidos orgánicos, principalmente málico, que provienen de la lisis del almidón y cuyos protones se intercambian con los iones K^+ . Así, el notable aumento de los aniones malato y/o Cl^- y de los K^+ hace que el Ψ_o de las células oclusivas se haga más negativo, ingrese agua por la diferencia de potencial agua que se establece, aumente el Ψ_p , se deforme la célula oclusiva gracias a su estructura particular, y el poro se abra. Se han observado aumentos de hasta 0,5 M en la concentración del K^+ , lo cual es suficiente para determinar un descenso del Ψ_o de alrededor de 2 MPa, si el aumento en K^+ va acompañado por el de un anión monovalente.

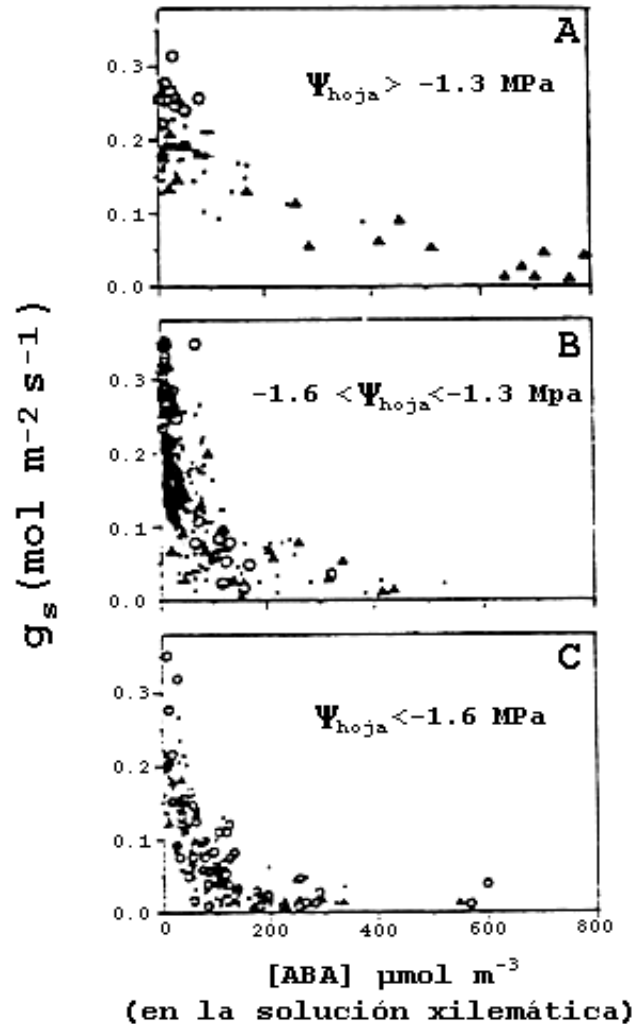


Fig. 16: Conductancia foliar (g_s) en función de la concentración de ABA en la solución xilemática de plantas de maíz. Las variaciones en ABA xilemático se generaron por diferentes tratamientos de sequía (●,○) o enriqueciendo artificialmente la savia con ABA (Δ). Se muestra la relación para tres rangos de potencial agua foliar en los días previos a la observación. De Davies, Tardieu y Trejo (1994) *Plant Phys* 104:309-314.

El cierre de los estomas sigue el camino inverso: se produce por una pérdida de iones K^+ y de cantidades equivalentes de un anión por parte de las células oclusivas con el consiguiente aumento de su Ψ_o , lo que a su vez determina una salida de agua y la disminución de la turgencia de las células oclusivas.

Tanto la apertura como el cierre son procesos activos. La apertura es causada por la acumulación de solutos en las células oclusivas, mientras que el cierre se debe a la salida de los mismos. El K^+ y el Cl^- se mueven entre las células oclusivas y células de la epidermis. En gramíneas

este movimiento parece estar restringido a las células subsidiarias.

La acumulación de K^+ es un proceso quimiosmótico, es decir se utiliza ATP para bombear protones desde el interior de la célula hasta el apoplasto. Este proceso de extrusión, puesto en marcha por el estímulo lumínico, genera un gradiente de potencial eléctrico entre ambas caras de la membrana; y este gradiente a su vez impulsa la acumulación de K^+ . Las ATPasas intervienen en el proceso de extrusión de H^+ , pero también los canales de K^+ ubicados en la membrana son una parte importante del mecanismo. Estos canales son sensibles al gradiente de potencial eléctrico transmembrana y al Ca^{2+} .

Experimentos recientes sugieren que el Ca^{2+} cumple el rol de mensajero secundario en la respuesta de los estomas al ABA. Es decir, el ABA no afectaría directamente al mecanismo de apertura de los estomas sino que provocaría un cambio en la concentración de Ca^{2+} en el citoplasma. El incremento del Ca^{2+} citosólico, promovido por el ABA, se produciría tanto por la entrada de dicho ion desde el espacio extracelular como por la remoción del mismo desde los compartimentos intracelulares, a través de diversos canales de selectividad diferencial. El incremento en la concentración del Ca^{2+} inhibiría la acción de las ATPasas, y en consecuencia provocaría la depolarización de las membranas. Esta depolarización activaría los canales de K^+ que permitirían la salida de este ion al apoplasto.

Existen dos fuentes de energía metabólica para la apertura de los estomas, dependiendo, por ejemplo, de la calidad de la luz utilizada como estímulo. Estas dos fuentes son la fotofosforilación (asociado a la fotosíntesis) y la fosforilación oxidativa (asociada a la respiración). El cierre de los estomas en oscuridad es inhibido por inhibidores de la respiración, por lo que se deduce que también el cierre estomático puede ser un proceso activo.

En algunos casos en que se produce una disminución brusca del Ψ_p de las células del mesófilo y de la epidermis puede ocurrir una apertura pasiva transitoria del estoma. En estas condiciones el mayor Ψ_p en las células oclusivas (en relación a las otras células epidermicas) determina que las mismas, liberadas de la presión a las que se hallaban sometidas por las otras células de la epidermis, se deformen determinando, en consecuencia, la apertura del estoma.

LA TRANSPIRACIÓN A NIVEL DE HOJA

La radiación solar recibida por las hojas proporciona la energía necesaria para evaporar el agua, además de influir, como ya se ha visto, sobre la resistencia estomática. Las hojas absorben la radiación directa del sol y reciben, además, aquella reflejada y reirradiada por las superficies de los cuerpos vecinos (otras plantas, el suelo, etc.) y el calor sensible de masas de aire que se desplazan en forma horizontal (advección). Parte de la energía absorbida es utilizada para evaporar el agua, convirtiéndose en calor latente. El resto se pierde por reirradiación y por flujo convectivo de calor sensible, y una mínima parte (1%) es consumida en el proceso fotosintético. La temperatura de la hoja quedará determinada por el balance de los tres flujos: radiación neta, calor sensible, calor latente, y la capacidad calórica de la hoja (esta última resulta despreciable salvo en estructuras muy carnosas).

La pérdida de vapor de agua por los estomas de una hoja depende del gradiente de concentración de vapor de agua entre el aire en el mesófilo y la atmósfera, y de las resistencias a la transferencia del vapor de agua. Como los valores de presión de vapor de agua en la atmósfera son casi siempre mucho más bajos que los de la cámara subestomática, esta claro que el vapor de agua tiende casi siempre a difundir desde la hoja hasta el aire circundante. Las interacciones entre el

gradiente de vapor de agua y las resistencias pueden ser complejas, complejidad que se incrementa por el hecho que la temperatura puede afectar tanto a la resistencia foliar (directa e indirectamente, como ya hemos visto) como al gradiente de vapor de agua entre la cámara subestomática y el aire que circunda la hoja. A su vez, la magnitud del flujo transpiratorio puede afectar la temperatura de la hoja. Para abordar este tema, comenzaremos por considerar los efectos de la temperatura sobre un sistema en el que la resistencia foliar se mantiene constante.

Para comprender el efecto de la temperatura sobre el gradiente de vapor de agua entre la hoja y el aire, bajo nuestras condiciones hipotéticas de resistencia constante, se requiere diferenciar claramente los efectos de la temperatura sobre la concentración de vapor de agua en ambos extremos del gradiente. En el aire que circunda la hoja, un aumento de temperatura de varios grados produce un muy pequeño aumento en la presión parcial de vapor de agua en el aire. Esto contrasta con un efecto muy importante del mismo aumento de temperatura sobre la presión parcial de vapor de agua en la cámara subestomática. La diferencia radica en que en el aire libre no hay una fuente cercana de vapor de agua, mientras que el aire en la cámara subestomática está rodeado de paredes embebidas en agua y la pérdida de agua por los poros estomáticos es relativamente pequeña en relación al potencial flujo evaporativo originado en esas paredes. En consecuencia, un aumento de temperatura foliar, aumenta el déficit de presión de vapor en el aire de la cámara subestomática, déficit que rápidamente se cubre por evaporación desde las paredes, volviendo la presión de vapor a un valor cercano a la presión de saturación (HR 100%). El Ψ_a de la hoja influye poco en este aspecto, como puede verse si se calcula el Ψ_a del vapor de agua con la siguiente expresión:

$$\Psi_a = \frac{R T}{V} \ln e/e^0$$

e^0 : p. de vapor a saturación

e : p. de vapor actual

R : 8,314 cm³ MPa/mol °K

T : temperatura absoluta °K

V : volumen parcial molal del agua = 18 cm³/mol a 20°C

Se puede calcular que una hoja con $\Psi_a = -2,7$ MPa, valor alcanzado en condiciones de estrés hídrico muy severo, estará en equilibrio con una humedad relativa de 98%. Estos cambios en presión de vapor en la cámara subestomática contrastan con lo que ocurre en la atmósfera circundante. Allí, el aire frecuentemente se encuentra cerca de la saturación a la madrugada, pero si bien la HR (e/e^0) durante el resto del día se modifica, la concentración de vapor de agua no varía demasiado. Las diferencias en los efectos de la temperatura sobre la presión de vapor en ambos extremos del gradiente hoja-aire hacen que la transpiración aumente rápidamente a medida que aumenta la temperatura de la hoja. Es importante notar que este comportamiento refleja fundamentalmente el aumento de concentración de vapor de agua dentro de la hoja con la temperatura de este órgano, y es afectado en pequeña proporción por los cambios en presión de vapor absoluto del aire y, por sobre

todo, no depende del cambio en la HR del aire.

Por ejemplo: en un momento dado (a las 8 ó 9 am) la temperatura del aire podría ser 20°C y la HR 50%. La concentración de agua en ese caso sería de $0.48 \mu\text{moles cm}^{-3}$, equivalente a una presión parcial de vapor de agua de 8.79 mm Hg. Si la temperatura aumentase a 25 °C y no hubiera aporte ni pérdida de agua a esa masa de aire, la HR bajaría a 37,5 y la presión parcial de vapor de agua aumentaría a 8.9 mm Hg. Suponiendo que una hoja estuviera expuesta al mismo cambio de temperatura, y como la atmósfera de la cámara subestomática está siempre con una HR cercana al 100%, la situación inicial a 20°C implica una concentración de vapor de agua en la cámara subestomática de $0.96 \mu\text{moles/cm}^3$, equivalente a una presión parcial de vapor de agua de 17.5 mm Hg. Al aumentar la temperatura a 25°C la concentración de vapor de agua llegaría de $1.28 \mu\text{moles/cm}^3$ (gracias al aporte de agua evaporada desde las paredes) y la presión parcial de vapor de agua a 23.8 mm Hg. De manera que al aumentar de 20°C a 25°C la temperatura ambiente, el gradiente de presión parcial de vapor entre la atmósfera y la cámara subestomática aumenta de 8.71 mm Hg a 14.9 mm Hg. La casi totalidad de este efecto es atribuible al aumento de presión de vapor en la cámara subestomática .

Por supuesto, la realidad es algo más compleja que la situación arriba descrita. La temperatura de la hoja y el aire normalmente difieren en algunos grados, dependiendo del balance de energía de la hoja y sus componentes. Así, en el experimento con *Panicum maximum* que generó los datos presentados en la Fig. 14, cuando el Ψ_a de la hoja llegó a -2,4 MPa, la resistencia foliar había aumentado 10 veces pero la transpiración se redujo solamente 7 veces. En este caso el cambio en r_i no produjo una reducción proporcional de la transpiración en parte porque el cierre estomático aumentó la temperatura foliar.

La velocidad del viento determina, junto con el indumento y la forma de la hoja, la magnitud de la resistencia de la capa límite (r_a) disminuyendo esta última con la raíz cuadrada de la velocidad del viento. Ya que la transpiración depende de la suma de r_a y r_i , la velocidad del viento puede modificar la importancia relativa de ambas resistencias como determinantes del flujo transpiratorio (Fig. 17). En aire calmo, r_a es grande y r_i resulta ser la resistencia dominante solamente si el poro estomático está muy cerrado. Si el aire está en movimiento, los cambios en apertura estomática determinan variaciones en la transpiración en todo su rango. Conviene subrayar que, en condiciones naturales, la situación de aire calmo prácticamente no existe, y que por lo tanto se puede esperar que r_i sea el factor dominante en ($r_a + r_i$), en la mayoría de las situaciones de interés agronómico.

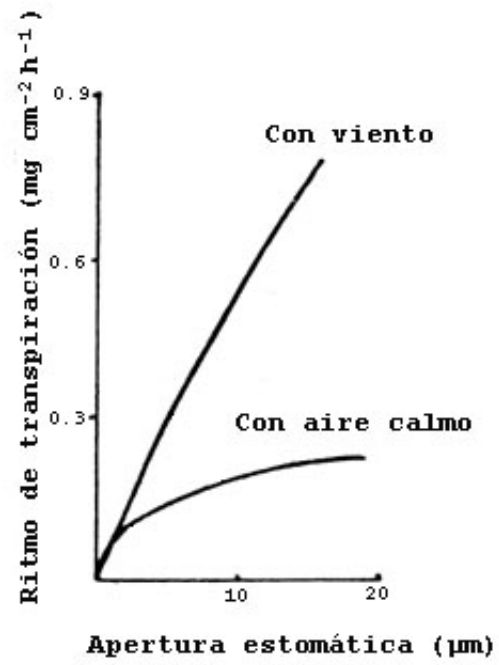


Fig. 17: Efecto de la apertura estomática sobre el ritmo de transpiración en *Zebrina*, en condiciones con viento y con aire calmo.

PROBLEMAS

1- Por qué se supone que la endodermis constituye una barrera importante al movimiento de agua por el apoplasto?

2- Enuncie tres ecuaciones representando el potencial agua y sus componentes en distintos puntos de un árbol de 20 m: a) en el xilema de la raíz, b) en la interfase agua-pared-aire de las paredes del mesófilo y c) en la vacuola del parénquima foliar. El Ψ_a suelo = -0,3 MPa, y son las cinco de la mañana (sistema en equilibrio).

3- Esquematice la marcha de la transpiración de una hoja bien provista de agua a través de las 24 horas del día. Fundamente la curva trazada.

4- Grafique los datos de la tabla de presión de vapor de agua en función de temperatura para diferentes valores de humedad relativa, e indique en qué situación una misma hoja transpira más, suponiendo las demás condiciones constantes: a) temperatura foliar y del aire de 20°C; b) temperatura foliar 30°C, temperatura del aire 35°C. En ambos casos la humedad relativa del aire es de 40%.

PRESION DE VAPOR DE AGUA (mm de mercurio)

Temp(°C)	Humedad relativa (%)				
	20	40	60	80	100
20	3.51	7.02	10.52	14.03	17.54
25	4.75	9.50	14.26	19.01	23.76
30	6.36	12.73	19.09	25.46	31.82
35	8.44	16.87	25.31	33.74	42.18

EL FLUJO DE AGUA EN EL CONTINUUM SUELO-PLANTA-ATMOSFERA

Las relaciones de la planta con el agua del medio (suelo y atmósfera) pueden ser adecuadamente comprendidas e interpretadas si se considera que a través de todo el sistema suelo-planta-atmósfera el agua presenta una continuidad, forma un continuum. Una analogía muy útil (si bien no exacta en todos sus aspectos) equipara el sistema suelo-planta-atmósfera a una serie de resistencias por las que fluye una corriente obedeciendo a diferencias de potencial (Fig. 18).

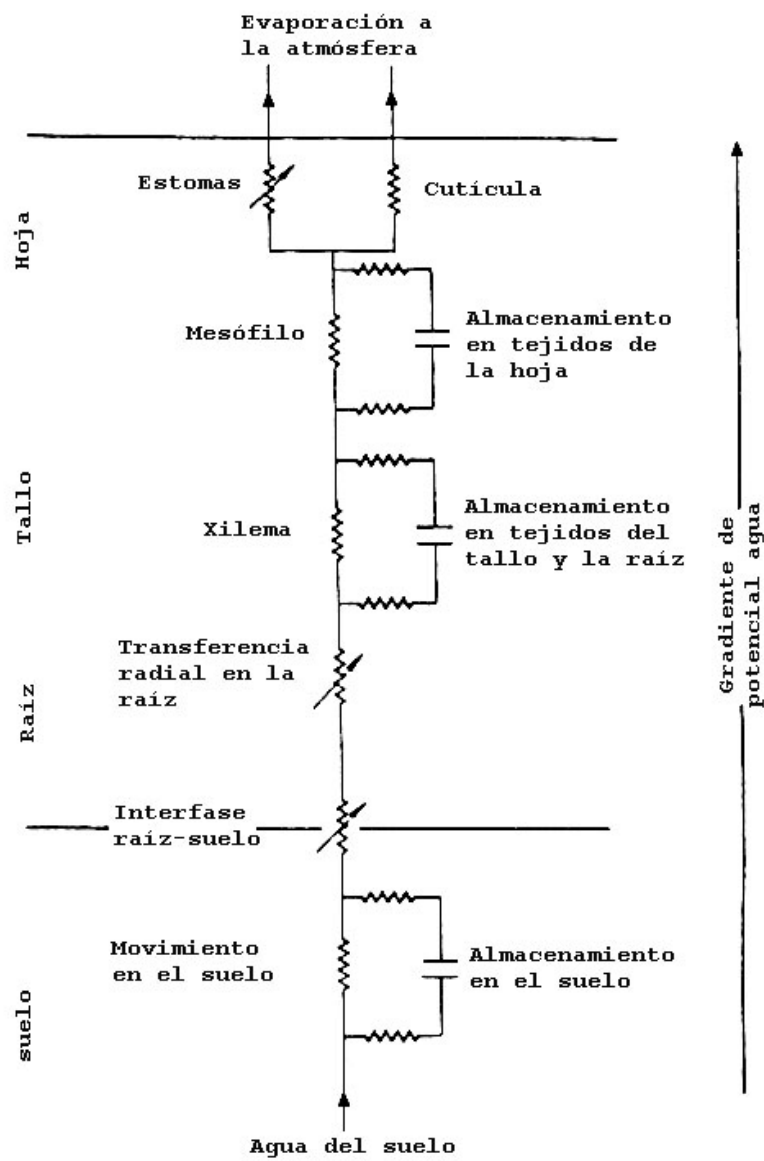


Fig.18: Representación esquemática del pasaje de agua a través de la planta, desde el suelo hacia la atmósfera. Se indican las principales resistencias y los sitios de almacenamiento.

En cada segmento del sistema, el flujo es directamente proporcional a la diferencia de potencial existente entre los extremos e inversamente proporcional a la resistencia del segmento. Si el flujo es uniforme en toda la red, se puede escribir la siguiente igualdad:

$$\frac{\Psi_{\text{suelo}} - \Psi_{\text{corteza raíz}}}{r_{\text{suelo}}} = \frac{\Psi_{\text{corteza raíz}} - \Psi_{\text{xilema raíz}}}{r_{\text{raíz}}} = \frac{\Psi_{\text{xilema raíz}} - \Psi_{\text{hoja}}}{r_{\text{xilema}}} = \frac{\Psi_{\text{hoja}} - \Psi_{\text{atmósfera}}}{r_{\text{fase vapor}}}$$

La analogía mencionada pone bien de manifiesto la imposibilidad de predecir lo que va a ocurrir en un segmento del continuum en una situación determinada si no se conocen las condiciones en los restantes segmentos. Si el almacenamiento de agua en los tejidos es importante (indicado por los capacitores [pares de líneas paralelas] en la Fig. 18) en relación a la cantidad de agua que fluye por el sistema (por ejemplo, en un árbol), la igualdad de flujo entre segmentos puede no cumplirse porque existen fuentes laterales de agua en el recorrido del flujo principal del suelo a la atmósfera. También hay que tener precaución al aplicar esta analogía operativamente ya que, por ejemplo $r_{\text{fase vapor}}$ no resulta operativamente igual a la resistencia foliar, ya que esta última es función de diferencias de concentración de vapor de agua y no de Ψ_a .

Esta analogía también enfatiza el papel crucial que juegan las resistencias en fase vapor (r_i en particular) en el control del flujo total y el mantenimiento de Ψ_a en los tejidos de la planta. Si r_i no estuviese bajo control fisiológico (mediado por el flujo de ABA desde las raíces o por el Ψ_a de la hoja, o no representara una valla importante a la pérdida de vapor de agua, cualquier variación que alterase el suministro (en Ψ_{suelo} , r_{suelo} , $r_{\text{raíz}}$, etc.) o la demanda de vapor de agua, llevaría rápidamente a la desecación y muerte de la planta.

El ejemplo de la Fig.19 ilustra algunos aspectos del funcionamiento de la planta como elemento de control del flujo de agua en el sistema. La marcha esquematizada refleja, en términos generales, los resultados obtenidos en un amplio conjunto de experimentos. Se refiere a una planta creciendo en un sustrato de potencial agua = -0.03 MPa, iluminada y cuyas tasas de transpiración y absorción son estables, como así también el valor de Ψ_{hoja} . Al tiempo $t=1$, se enfrían las raíces, aumentando la resistencia de las mismas y disminuyendo la absorción. La planta pierde más agua de la que absorbe, se reduce el valor de Ψ_{hoja} , se empina el gradiente de Ψ_a entre corteza y xilema de la raíz, y aumenta la absorción hasta alcanzar nuevamente su valor inicial, manteniéndose constante durante todo este período de ajuste la tasa de transpiración. Si se enfría nuevamente las raíces hasta alcanzar una temperatura aún menor, el cambio en las condiciones hídricas de la planta puede ser suficiente para afectar r_i . En esta situación, se alcanza un nuevo equilibrio en el que la absorción y la transpiración tienen tasas menores a las iniciales. Este ejemplo pone de manifiesto el hecho que variaciones en la resistencia de los segmentos anteriores al mesófilo solamente podrán producir cambios duraderos en el flujo transpiratorio si se modifica el valor de r_i .

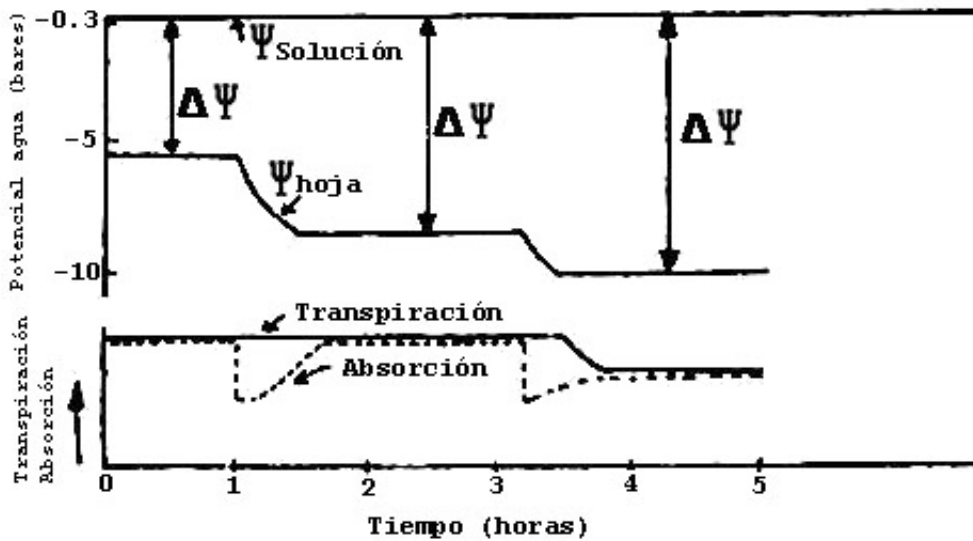


Fig. 19: Esquema de la relación entre transpiración, absorción, Ψ_{hoja} y $(\Psi_{\text{solución}} - \Psi_{\text{hoja}} : \Delta\Psi)$, cuando la resistencia radical se aumenta en dos etapas por reducción de la temperatura.

El agua en el suelo

El suelo funciona como fuente de la mayor parte del agua que absorben las plantas, y las características físicas de ese suelo pueden tener efectos importantes en la economía del agua de las mismas: 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 (θ) (tita) de ese suelo puede expresarse en términos volumétricos ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$) o gravimétricos (g g^{-1}), es decir, contenido de agua por unidad de volumen o por unidad de peso seco (determinado después de secar el suelo a 105°C) de suelo. En un suelo completamente saturado, todo el aire queda desplazado por agua, que ocupa todos los vacíos existentes. En la naturaleza, un suelo agrícola saturado es una situación excepcional; normalmente el agua en exceso de un límite definido 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 vacíos existentes. El θ de un suelo que ha drenado libremente después de estar saturado constituye el límite superior de retención de agua por ese suelo, límite conocido como capacidad de campo. El potencial agua de un suelo a capacidad de campo es cercano a los -0.03 MPa .

Los sólidos del suelo, en su mayor parte material inorgánico, son partículas de tamaño variable. Se utiliza una clasificación de tres categorías para describir un suelo según el tamaño de las partículas que lo constituyen: arena (20 a 2000 μ), limo (2 a 20 μ) y arcilla (<2 μ). La clasificación textural de los suelos utiliza el contenido relativo de cada una de estas tres categorías como base para describir el suelo: un suelo arenoso está constituido predominantemente por arenas, un suelo franco arcilloso contiene una alta proporción de limo con un contenido significativo de arcilla y poca arena etc.

La textura de un suelo tiene mucha importancia en determinar sus propiedades físicas, lo que resulta óbvio 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 mucha mayor que la de un grano de arena, aumentando las posibilidades de formación de interfases agua/sólido y la importancia de fenómenos como la adsorción de moléculas de agua a las partículas del suelo. Teniendo en cuenta estas diferencias, no resulta sorprendente que el θ de un suelo arcilloso a capacidad de campo puede ser hasta ocho veces superior a un suelo arenoso (ver Fig. 20). A pesar de las diferencias apuntadas para θ a capacidad de campo, el valor del potencial agua en suelos a capacidad de campo es muy similar entre suelos, aproximadamente -0.03 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 en los capilares de mayor diámetro se extiende a los capilares cada vez más finos. En consecuencia, y tal como se podría esperar, disminuye el potencial agua. La curva que describe la dependencia del potencial agua de θ puede diferir entre suelos, lo que concuerda con las diferencias notadas para los valores de θ a capacidad de campo. En el límite, un suelo secado a 105°C carece de agua, y el potencial agua para valores de θ cercanos a la sequedad puede ser muy bajo (del orden de -100 MPa). No toda el agua retenida por el suelo entre sequedad y capacidad de campo puede ser utilizado por las plantas, ya que estas últimas sólo pueden extraer agua hasta cierto potencial agua. Este límite es de aproximadamente -1.5 MPa para muchas plantas cultivadas, aunque puede ser bastante inferior en algunas especies. Este límite inferior hasta el cuál las plantas pueden extraer agua del suelo se conoce como el punto de marchitez permanente. La cantidad de agua no aprovechable por las plantas en un suelo que ha llegado al punto de marchitez puede ser muy importante: un suelo arcilloso puede alcanzar ese estado cuando todavía contiene las 2/3 partes del agua que contiene a capacidad de campo (Fig. 20).

Los efectos de las diferencias texturales entre suelos no se limitan a los valores de θ correspondientes a los puntos característicos de capacidad de campo y punto de marchitez permanente. Las cantidades totales de agua disponible para las plantas (es decir, agua retenida entre capacidad de campo y punto de marchitez permanente) también dependen de la textura del suelo. Por ejemplo, para arena gruesa, un suelo franco-arenoso y un suelo muy arcilloso, se han calculado valores de 120, 196 y 233 mm por metro de suelo (suficiente para mantener un tasa de evapotranspiración de 4 mm/día durante 30, 49 y 58 días, respectivamente).

Si bien se ha analizado el agua en el suelo como si estuviera homogéneamente distribuida, esta situación es poco frecuente en la realidad. El caso más común es aquél en que un perfil parcialmente desecado en sus horizontes superiores recibe un aporte de agua bajo la forma de una lluvia o riego.

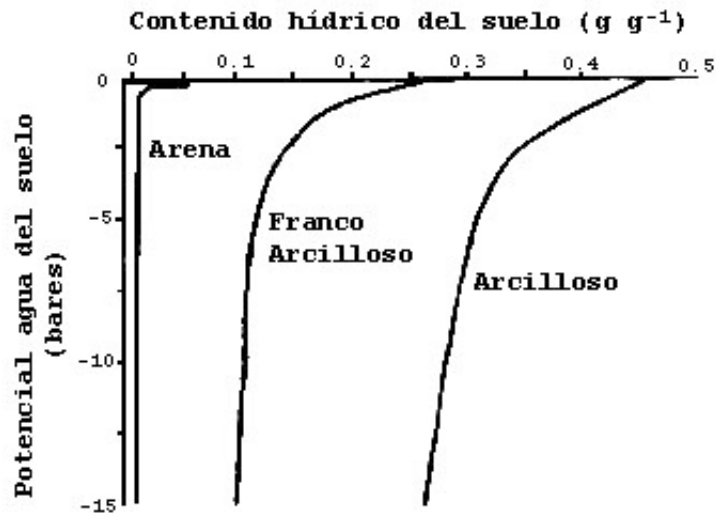


Fig. 20: Relación entre el potencial mátrico del suelo (θ_{suelo}) y el contenido de agua en el suelo para tres suelos distintos.

Movimiento del agua en el suelo

El agua se mueve en el suelo principalmente en fase líquida y por flujo masal, siguiendo diferencias de presión hidrostática. En suelos no saturados, 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 $-0,03 \text{ MPa} > \Psi_{\text{a suelo}} > -1,5 \text{ MPa}$, puede aceptarse que Ψ_g y Ψ_o son despreciables. Para estas condiciones es válida la relación:

$$F = -K \cdot d\Psi/dx$$

donde F es el flujo volumétrico, K la conductividad hidráulica del suelo, y $d\Psi/dx$ el gradiente de potencial agua. Recuérdese que en la mayor parte de las circunstancias, el Ψ_o de la solución del suelo es relativamente pequeño, y el componente dominante es el Ψ_p .

La conductividad hidráulica del suelo no es una constante, sino que depende del contenido hídrico del suelo θ 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 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 interrumpir fácilmente la continuidad de las películas acuosas que rodean las partículas, disminuyendo bruscamente su conductividad. En suelos arcillosos, por el contrario, la existencia de una red de capilares muy finos determina que estas discontinuidades no resulten importantes hasta que se ha extraído cantidades muy grandes de agua. Gracias a ello, pueden tener conductividad superior a los suelos 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. Esa disminución de θ afectará el Ψ_a de ese suelo, aumentando la tensión a la que se halla sometida el agua, y a 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 mas arriba. En el rango de potenciales agua que corresponde (si bien en forma aproximada, tal como veremos mas adelante) al agua disponible para las plantas (-0,03 a -1,5 MPa) el Ψ_a disminuye en el orden de las 50 veces. En ese mismo rango, los valores de K disminuyen por lo menos 1.000 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 (1 a 3 metros) siendo particularmente densas en los primeros centímetros. Al desecarse un estrato de este perfil, se podría esperar que el movimiento de agua desde zonas más 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 (a tasas significativas y en respuesta a gradientes compatibles con el funcionamiento de la mayoría de las plantas cultivadas) 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 corriente 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 θ constituye la determinante principal de la tasa de extracción de agua por parte de ese cultivo. 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 (Fig. 21). Es muy común que la mayor parte del crecimiento radical de un cultivo anual se efectue antes de la floración, siendo restringido o nulo durante el crecimiento de los frutos. Las variaciones estacionales en cultivos perennes son más complejas.

El sistema radical

Dado un mismo suelo con el mismo perfil de θ 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 el mínimo potencial agua, compatible con el funcionamiento continuado de la planta, que puede desarrollarse en 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 cm^3 de suelo (cm.

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 (Tabla 1), 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) 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 (pie de arado) pueden hacer aún más notoria la restricción de las raíces a las capas superficiales.

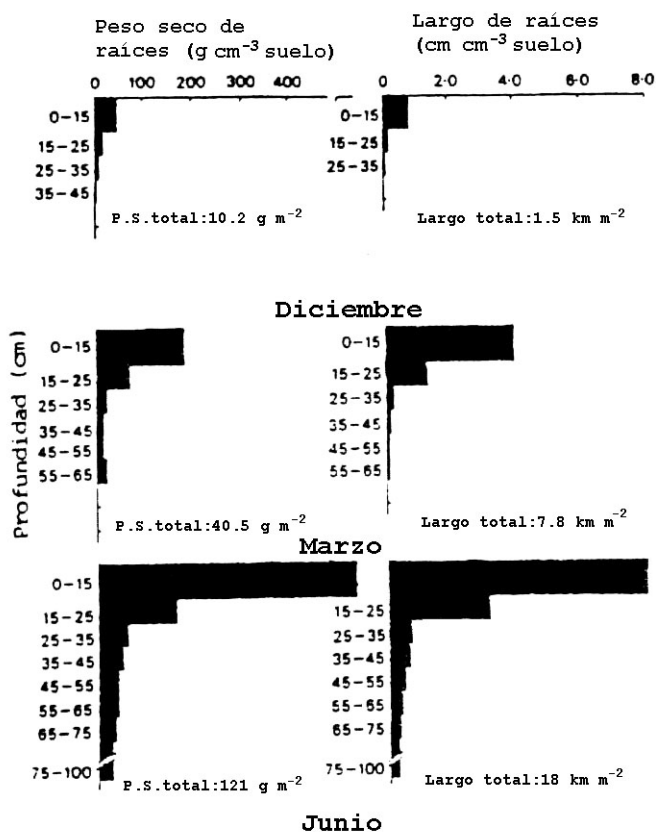


Fig 21: Distribución de raíces en tres etapas del crecimiento de trigo, cultivado sobre suelo franco al sur de Inglaterra

Hay diferencias específicas muy marcadas en cuanto a distribución de raíces. Se ha sugerido que la mayor resistencia a la sequía del sorgo en 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 tales como las que se hallan en un pastizal natural, las distintas especies pueden explorar distintos estratos del suelo en forma preferencial. Sin

embargo, aún en estas comunidades, la mayor proporción de raíces se encuentran en los estratos superiores, y decrece rápidamente con la profundidad.

TABLA 1. Densidad radical (R_d) para cultivos en estado ontogénico avanzado creciendo en condiciones de campo ($\text{cm}\cdot\text{cm}^{-3}$).

	Profundidad (cm)	Densidad radical ($\text{cm}\cdot\text{cm}^{-3}$)	
		cv. OS4	cv. Salumpikit
<i>Oryza sativa</i>	0 – 10	12,6	16,2
	10 – 20	1,4	5,5
	20 – 30	0,8	1,9
	30 – 40	0,9	1,4
	40 – 50	0,8	0,8
	50 – 60	0,5	0,6
	60 – 70	0,5	0,3
	70 – 80	0,5	0,1
<i>Zea mays</i>	(horizontes A+B ₁)	(riego)	(sequía leve)
	0 – 50	1,02	1,32
	(horizonte B _{2t})	0,40	1,06
(horizonte B ₃)	90 – 140	0,16	0,45
<i>Stylosanthes gracilis</i>	0 – 10		30
	40 – 50		3
	90 – 100		1

La distribución de raíces en el perfil del suelo puede mostrar grandes variaciones durante la ontogenia de las plantas. Así en un cultivo recién sembrado, la densidad es muy baja y restringida a las capas superficiales. A medida que crece el cultivo, las raíces exploran zonas más profundas y aumentan su densidad en todo el perfil. En muchos cultivos, como los cereales, el crecimiento radical disminuye notablemente después de la floración y puede incluso producirse la muerte de una parte del sistema radical. Como ya queda dicho el agua cuyo Ψ_a es menor a los $-0,03$ MPa, puede considerarse, en la mayoría de las situaciones, como inmóvil en el perfil del suelo. Es evidente que la tasa de crecimiento (en profundidad y en densidad) de los sistemas radicales puede influir poderosamente en la economía del agua de un cultivo. Esto tiene especial validez para la situación en que 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, puede haber flujos apreciables desde zonas húmedas hasta la atmósfera (los gradientes de Ψ_a pueden ser muy empinados, y la temperatura del suelo superficial puede tener efectos importantes). Debido a ello, y particularmente en suelos con poca capacidad de almacenamiento, se puede producir un

desecamiento rápido en los estratos superficiales del suelo. Especies o variedades caracterizadas por un rápido crecimiento en profundidad tienen evidentes ventajas adaptativas en este tipo de situación.

Escapa a nuestro objetivo el estudio detallado de la interacción suelo-raíz en la determinación del suministro de agua a la planta, y restringiremos esta consideración a los fenómenos que ocurren cerca de una raíz y en el perfil del suelo a medida que se extrae agua.

La Fig. 22 muestra el resultado de cálculos realizados para estimar las variaciones en Ψ_{suelo} en función de la distancia al eje de una raíz que absorbe agua a un tasa constante de un suelo franco-arenoso a dos potenciales distintos en la masa de suelo (es decir, el potencial a distancias mayores que 4 cm del eje radical). El cambio en contenido hídrico del suelo que determina la reducción del Ψ_{suelo} de -0.5 MPa a -1.5 MPa también determina cambios en la conductividad hidráulica del suelo. Consecuentemente, para poder mantener un tasa constante de flujo sería necesario un empinamiento marcado del gradiente de Ψ_{suelo} , tal como lo muestra la curva inferior. La forma de las curvas sugiere que en suelo húmedo, la resistencia al flujo de agua es poco importante pero esta resistencia aumenta notoriamente con la caída en Ψ_{suelo} . El tipo de suelo influye sobre la forma de las curvas, y es probable que en un suelo arcilloso húmedo el gradiente cerca de la raíz sea más empinado que el que aparece en la Fig. 22. Los cálculos efectuados suponen una absorción a tasa constante, pero es importante notar que el ajuste más corriente en situaciones naturales es una disminución de la tasa de absorción a medida que se empina el gradiente de Ψ_a entre el suelo y la raíz.

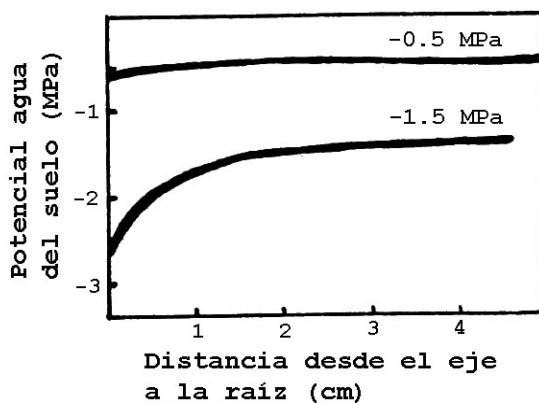


Fig. 22: Perfil calculado de potencial agua en el suelo en función de la distancia al eje de la raíz, cuando el potencial agua suelo a distancia de la raíz es de -0,5 Mpa y -1,5 Mpa, y la tasa de absorción se mantiene constante a un valor de $0,1 \text{ ml cm}^{-1} \text{ d}^{-1}$. Para los cálculos se asumieron las propiedades de un suelo franco arenoso.

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. 23). A medida que se deseca esta parte del perfil, la zona de extracción preferencial se profundiza cada vez más. Este comportamiento se debe a que las raíces profundas, más largas y menos densas, ofrecen mayor resistencia al movimiento del agua. 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.

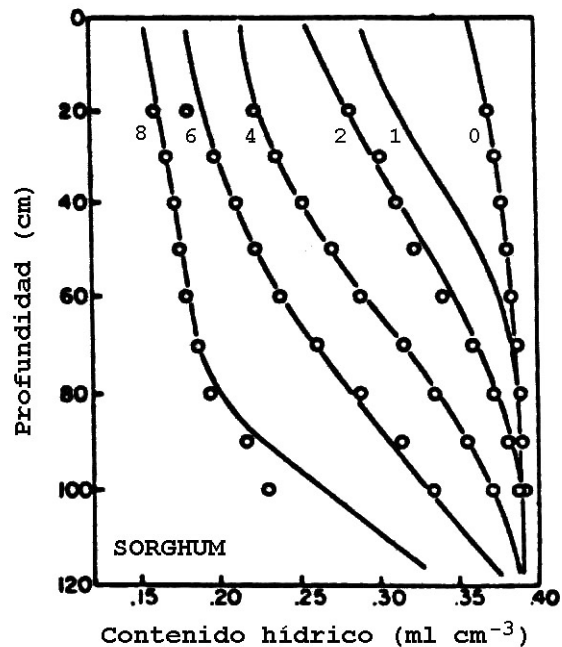


Fig. 23. Cambios en el contenido hídrico del suelo con la profundidad y el tiempo en días desde el último riego (indicado por los números adyacentes a cada curva). Los puntos representan los valores observados, las curvas valores calculados a partir de mediciones de densidad radical y las características del suelo.

LA GENERACIÓN DE DÉFICITS HÍDRICOS EN LA PLANTA

Se puede decir que existe un déficit hídrico en un tejido cuando su potencial agua se halla por debajo del que corresponde al agua pura. La magnitud de un déficit hídrico interno en una planta depende de la interacción entre el potencial agua del suelo y del desajuste que puede existir 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. Consideremos pues, la forma en que se desarrollan estos déficits en un sistema simple: una planta creciendo en una maceta cuyo suelo se ha llevado a capacidad de campo y luego ha sido expuesto a condiciones naturales sin resuministro de agua. En la madrugada del primer día (Fig. 24), se puede esperar que $\Psi_{\text{suelo}} = \Psi_{\text{hoja}} = -0,03 \text{ MPa}$. Poco después, la luz incidente sobre las hojas causa la apertura estomática y provee la energía necesaria para la evaporación de agua. La matriz porosa de las paredes del mesófilo, como así también los protoplastos incluidos, pierden agua y decae el Ψ_{hoja} . La interfase agua-aire se extiende hacia los poros de menor diámetro, disminuyendo el potencial mátrico del agua en la interfase. Este potencial mátrico se transmite como tensión por 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 reflejado en el hecho que $\Psi_{\text{hoja}} < \Psi_{\text{suelo}}$. 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 empinado 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 Ψ_{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 del potencial agua del suelo será menor al inicial, reflejando la extracción de agua producida durante el día. La marcha de los potenciales agua en los distintos puntos del sistema es similar, en términos generales, los días subsiguientes, pero las diferencias de potencial entre suelo, raíz y hoja durante el día aumentan, y se retrasa progresivamente el momento en que se recupera la situación $\Psi_{\text{hoja}} = \Psi_{\text{suelo}}$ a la noche. El incremento de la resistencia del suelo a medida que decae θ es la determinante principal de estos cambios.

El patrón arriba descrito se repite varias veces (3 días en la Fig. 24) hasta que un día el nivel de desecamiento del suelo es tan importante que se produce un aumento de r_1 (día 4 en la Fig. 24), ya sea porque el nivel de ABA en xilema aumenta o el valor de Ψ_{hoja} cae por debajo del umbral (supuestamente $-1,5 \text{ MPa}$ en la Fig. 24), requerido para aumentar r_1 . La reducción de la transpiración que resulta tiene como consecuencia una disminución con respecto a lo observado en días anteriores, de las diferencias máximas entre Ψ_{hoja} y Ψ_{suelo} . A pesar de esta reducción en la transpiración el sistema sigue perdiendo agua, si bien a tasa reducida, y el valor de Ψ_{suelo} continúa disminuyendo. De no existir un resuministro de agua, se puede llegar a la situación en que la planta permanece marchita todo el día, y ni siquiera recupera su turgencia durante la noche. El valor de Ψ_{hoja} en que la planta comienza a marchitarse varía con la especie, pero a los efectos del ejemplo se lo ha considerado como $-1,5 \text{ MPa}$. El valor de Ψ_{suelo} en el que el Ψ_{agua} de la hoja ya ha decaído hasta que su potencial de turgencia es nulo (marchitez) y para el cual se cumple $\Psi_{\text{suelo}} = \Psi_{\text{raíz}} = \Psi_{\text{hoja}}$, se conoce como punto de marchitez permanente. El valor de Ψ_{suelo} para el que se alcanza el punto de marchitez permanente depende de la especie, habiéndose observado diferencias considerables en este sentido (existen plantas capaces de mantener su turgencia hasta valores de Ψ_{suelo} de -24 MPa , y el tomate puede llegar a estar turgente en un sustrato de $\Psi_a = -4 \text{ MPa}$). El mínimo potencial osmótico que se puede desarrollar en las células de las plantas es la determinante fundamental del punto de marchitez característico de cada especie.

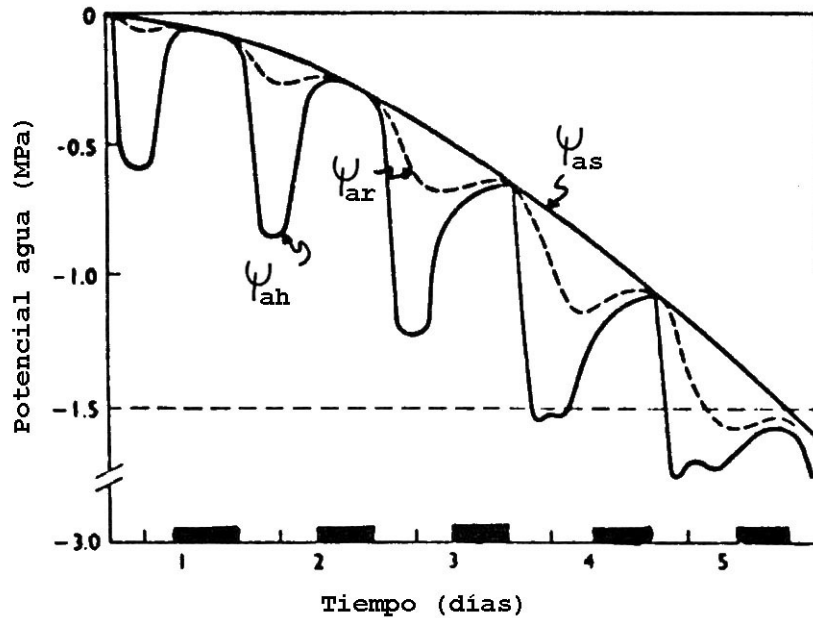


Fig. 24: Esquema de las relaciones diarias entre el potencial agua del suelo, de la raíz y de la hoja bajo condiciones de alta transpiración.

La marcha de Ψ_{hoja} en el ejemplo considerado pone de manifiesto que el Ψ_{suelo} impone el nivel mínimo de déficit hídrico, ya que Ψ_{hoja} no puede exceder Ψ_{suelo} (salvo en la situación donde hay absorción de agua por la hoja en fase líquida o, más raro aún, en fase vapor). Superpuesto a la marcha de Ψ_{suelo} , tienen efecto las interacciones entre los ritmos diarios de absorción y transpiración. Es evidente que la planta considerada ha sufrido un déficit hídrico en todo el período, variando la intensidad de este déficit con el tiempo transcurrido, la hora del día y el órgano considerado. También vale la pena recordar que la marcha de la Fig. 24 muestra lo que ocurre para una planta en una maceta. La duración del ciclo de desecamiento para un cultivo, creciendo en un suelo que se halle a capacidad de campo al iniciarse el ciclo, será varias veces superior a 5 días en la mayoría de los casos previsibles.

La aseveración de que el déficit hídrico se origina en una diferencia en las cantidades de agua absorbida y transpirada es común en la literatura. Si bien esto puede aceptarse en un sentido amplio, particularmente en situaciones en que la cantidad de agua almacenada en el suelo es mucho mayor que el de la maceta del ejemplo anterior, está claro que puede haber déficit hídrico aunque exista equilibrio entre absorción y transpiración.

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. Tal como se puede ver en la Fig. 25, distintos procesos fisiológicos comienzan a afectarse con grados de estrés diferente, siendo la expansión de las hojas, por ejemplo, mucho más sensible que el cierre estomático y éste, a su vez, que la muerte foliar. A los fines de esta discusión, si observamos que en una planta creciendo en un suelo que se está desecando, se inhibe el alargamiento foliar, podemos decir que sufre estrés aun cuando no se note un cambio en r_L .

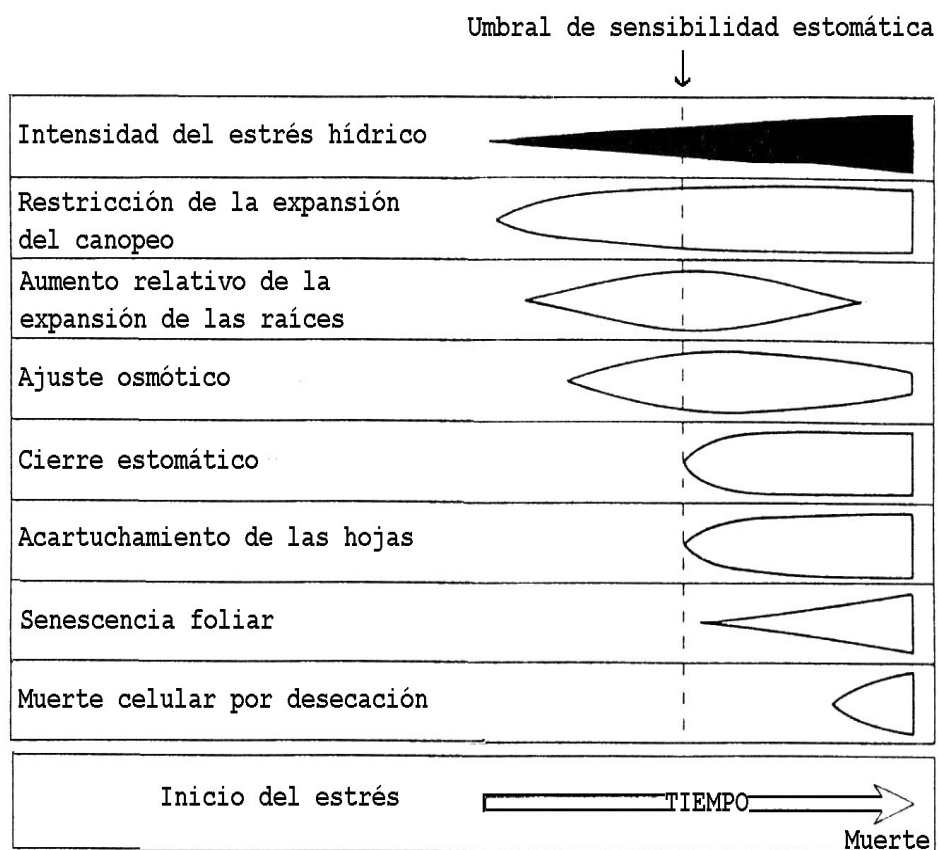
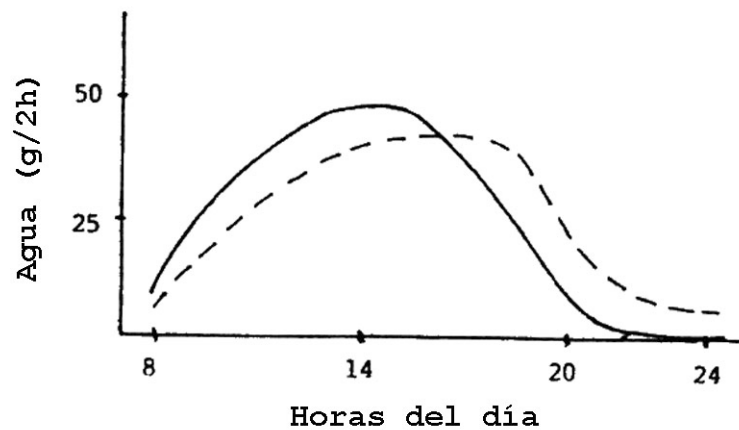


Fig. 25: Esquema de cambios relativos en algunos procesos fisiológicos importantes durante el desarrollo gradual de un episodio de estrés hídrico a campo. La línea vertical indica el grado de estrés requerido para disparar el cierre estomático, y el ancho de las barras la magnitud de las respuestas para cada proceso.

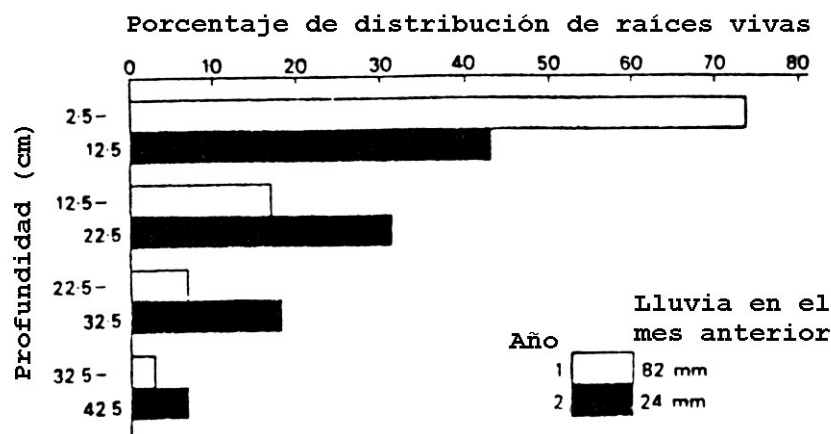
PROBLEMAS

1- El flujo de agua ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-1}$ de raíz h^{-1}) hacia una raíz cuyo Ψ_a a nivel de xilema se mantiene a $-1,2 \text{ MPa}$ decrece a medida que se va desecando el suelo. Analice este fenómeno e indique sus causas.

2- Interprete el gráfico en el que se representan la marcha de la transpiración y de la absorción en una planta de girasol bien regada, en un día soleado. De qué factores depende la forma de la curva de absorción?.



3. En el gráfico siguiente se muestran los resultados obtenidos a partir de mediciones de la distribución relativa de raíces vivas de cebada, en función de la profundidad del suelo. Las mediciones se hicieron en dos años sucesivos, dos meses después de la siembra. Interprete dichos resultados.



LA TRANSPIRACIÓN A NIVEL DE CULTIVO

La demanda atmosférica de vapor de agua depende de la radiación, la velocidad del viento, la temperatura y el contenido de vapor de agua del aire, todo ello en compleja interacción con las características de la superficie evaporante. La complejidad de estos efectos hace sumamente compleja su cuantificación, haciéndose necesario el uso de índices de demanda que integren (total o parcialmente) los efectos de interés y reflejen la influencia de los mismos sobre la demanda atmosférica de vapor de agua. Uno de ellos es la evapotranspiración potencial (E_p), definida como la evapotranspiración medida en una extensa área de vegetación baja y densa creciendo en suelo bien provisto de agua. Otro índice útil es la evaporación medida en superficies libres de agua de dimensiones conocidas. Otros índices de demanda, muy usados en estudios de balance hídrico, son la evapotranspiración o la transpiración de una parcela del cultivo en cuestión cuando la misma se halla bien provista de agua. Los valores de estos últimos dos índices de demanda necesariamente variarán con la estructura, edad, y características fisiológicas del cultivo considerado. Ello contrasta con la evapotranspiración potencial o la evaporación de una superficie libre de agua, donde se supone una superficie evapotranspirante (o evaporante) de características invariantes en el tiempo.

La pérdida de agua por transpiración de un cultivo depende de todos los factores ya comentados para el caso de la hoja aislada, pero su estudio y cuantificación se halla complicado por el hecho de que estos factores interactúan con un sistema estructuralmente mucho más complejo que la hoja aislada. Al hablar de estructura de un sistema nos interesa conocer la distribución de sus partes en el espacio. Un parámetro muy útil para describir la estructura aérea de un cultivo es el índice de área foliar (L), el área foliar por unidad de superficie de suelo (m^2 de la hoja/ m^2 de suelo). L varía entre valores cercanos a 0 para un cultivo inmediatamente después de la emergencia, hasta valores máximos que oscilan entre 3 y 7 para la mayoría de los cultivos. Ese máximo normalmente se alcanza cerca de la floración en los cultivos anuales y luego decae hacia la etapa de maduración, pudiendo llegar a valores cercanos a 0 al final de la estación de crecimiento. Importa además del valor de L , la forma en que se distribuye en el espacio (para un cultivo uniforme en el plano horizontal). Para ello se puede determinar la fracción de L total presente en cada estrato del canopeo, o usar la densidad de área foliar (L_d), que expresa el área foliar por unidad de volumen del canopeo o estrato de canopeo (dm^2 de hoja/ dm^3 de canopeo).

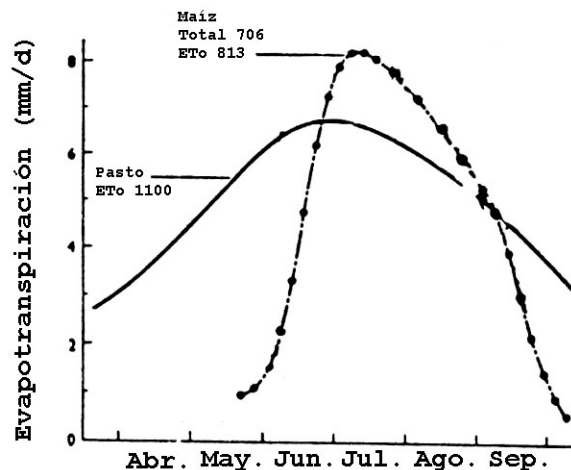
La evapotranspiración de un cultivo (ET , es decir la suma de la evaporación directa del suelo (E) y la transpiración (T) del cultivo) se puede medir si se conocen los valores de los componentes del balance hídrico del suelo (aporte por lluvia, pérdidas por drenaje profundo y escorrentía superficial, cambios en el contenido hídrico del perfil) o utilizando lisímetros. Existen varios tipos de lisímetros, pero esencialmente están constituidos de un bloque muy grande de suelo (varios m^2 de superficie, y 1,5 a 2m de profundidad) contenidos en un cajón montado en una balanza. Esta permite seguir los cambios en el peso del bloque, la mayor parte de los cuales corresponden a cambios en el contenido hídrico del suelo en respuesta a ET y a los aportes efectuados por lluvia o riego. Es importante que el lisímetro esté rodeado de un extenso cultivo equivalente al establecido en el bloque de suelo para evitar los efectos de isla.

La ET de una superficie completamente cubierta de vegetación verde de escasa altura (pasto o alfalfa), creciendo en un suelo que se mantiene bien provisto de agua se conoce como ET de referencia (ET_0) y muestra variaciones estacionales que reflejan fundamentalmente los cambios durante el año en la demanda evaporativa (Fig. 26). La marcha de ET para un cultivo anual como el

maíz muestra claras diferencias, atribuibles a una cobertura incompleta al inicio y en la finalización de su ciclo, y a la mayor rugosidad de la cubierta de maíz en la parte central de su ciclo (valores máximos que exceden los de ET_0). Nótese también que $ET_{\text{maíz}}$ nunca llega a 0, reflejando la contribución de E cuando L y T son bajos. E normalmente es casi despreciable bajo un canopeo de alto L, pero en cultivos con cubiertas incompletas es un componente muy importante de ET, pudiendo representar entre el 30 y el 50% del agua evapotranspirada desde un cultivo durante la estación de crecimiento.

Las curvas en la Fig. 26 fueron trazadas utilizando valores promedios semanales de ET para 7 años, procedimiento que tiende a eliminar las fluctuaciones de corta duración. Esto contrasta con la situación que se tiene cuando se hacen mediciones diarias para un año particular. En ese caso se ponen de manifiesto variaciones importantes de ET entre día y día, respondiendo a cambios en la demanda evaporativa, humedad del suelo superficial, y/o L. La Fig. 27 muestra los efectos de estos dos últimos factores para un cultivo de sorgo. En este gráfico los efectos de variaciones diarias en la demanda, que dependen de variaciones diarias o estacionales en la carga de radiación (p.ej. días despejados vs. día nublados, y/o primavera vs. verano), han sido eliminados expresando la ET (calor latente) como proporción de la radiación neta que llega al cultivo.

Tal como se podría esperar, la marcha de la transpiración durante un día particular puede variar considerablemente entre cultivos y condiciones ambientales. La Fig.28 muestra los cambios durante el día de T, conductancia foliar y Ψ_{hoja} para cultivos creciendo en verano (soja) e invierno (trigo), estando esta última especie bajo diferentes regímenes de riego que afectaron el índice de área foliar de los



cultivos.

Fig. 26: ET_0 y $ET_{\text{maíz}}$ durante 6 meses del año en California (Hemisferio Norte). Los puntos son promedios de valores semanales para siete años de observación.

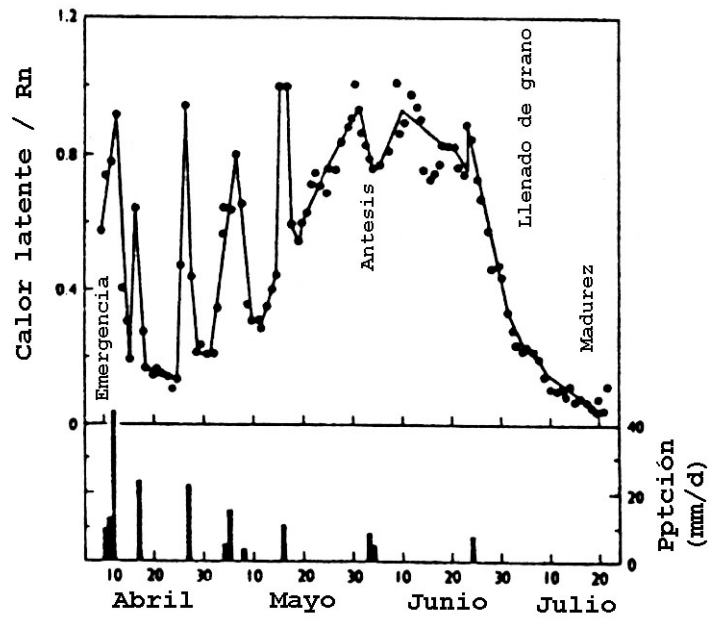


Fig. 27: Marcha de ET (expresada como fracción de la radiación neta) y ocurrencia de lluvias para un cultivo de sorgo en Texas (Hemisferio Norte).

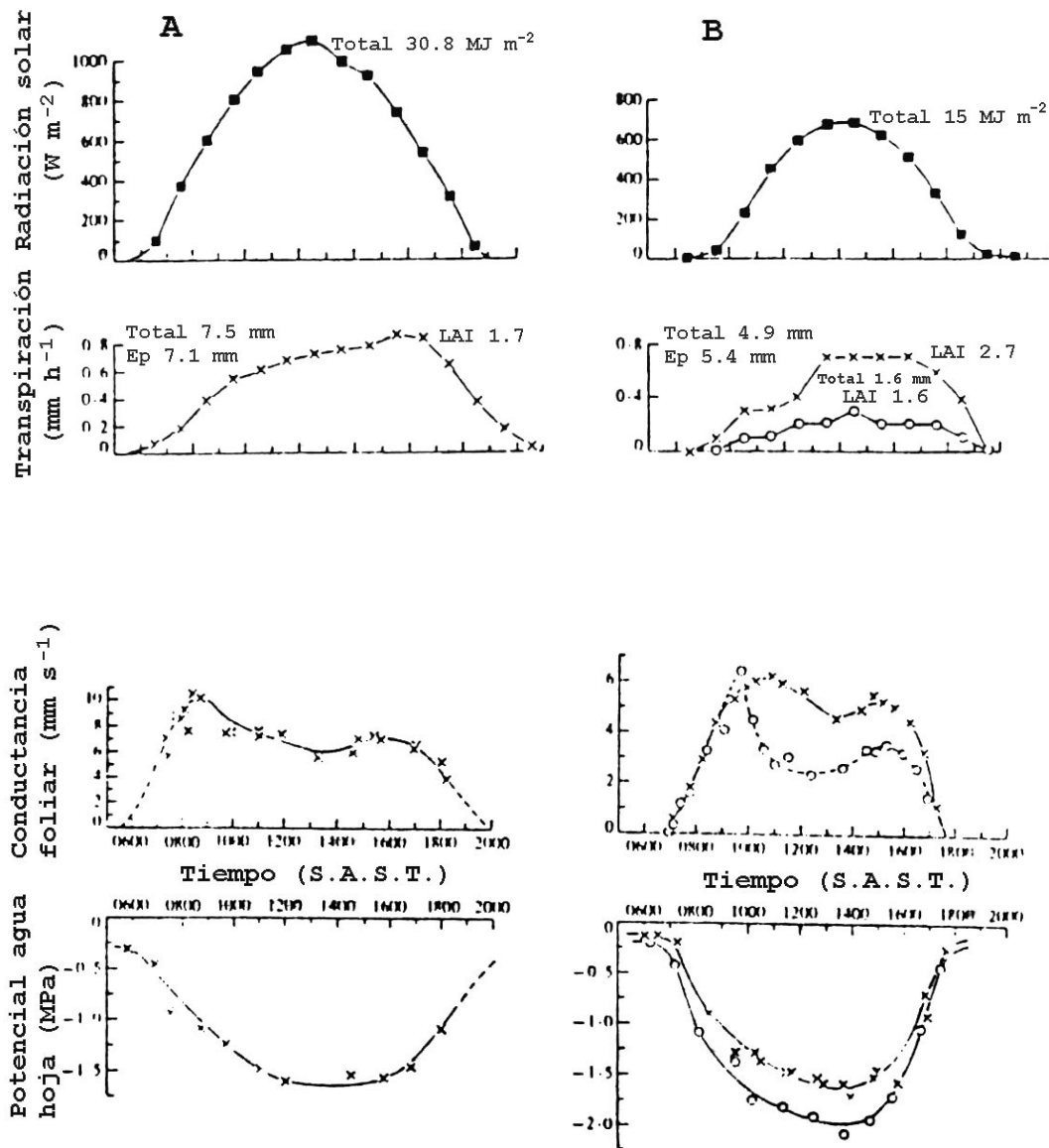


Fig. 28: Resultados de mediciones realizadas a lo largo del día, de la radiación solar, la transpiración, la conductancia foliar y el potencial agua de la hoja, en cultivos de soja bien regada (a) y de trigo regado (x) y sin regar (o) (b).

Además de los efectos ya descritos de la estructura del cultivo y de los factores ambientales sobre la transpiración, se pueden esperar tasas de transpiración diferentes en los distintos estratos del canopeo en función de las condiciones ambientales propias de cada capa de hojas. Dentro del canopeo de un cultivo, los factores ambientales que más interesan en la determinación de la

transpiración de un cultivo muestran variaciones importantes con la altura desde la superficie del suelo (Fig. 29). Los perfiles de estos factores dependen, además de la estructura del cultivo, de la latitud, estación del año y hora del día. La contribución a la evapotranspiración total realizada por cada hoja, varía a través del día, y con su posición en el canopeo (Fig. 30), siendo las hojas superiores, expuestas a mayores niveles de radiación neta, mayor turbulencia y rodeadas de aire con menor contenido de vapor de agua, las que transpiran más.

La disminución de la transpiración con la altura, que se refleja en las marchas de la Fig. 30 no puede explicarse solamente por la variación de las condiciones microclimáticas con la altura, lo que hace pensar que los controles internos de la planta juegan un papel en esta restricción de la transpiración. Mediciones realizadas en el mismo cultivo indican que los valores de r_i aumentaban de arriba hacia abajo dentro del canopeo. Este comportamiento puede deberse en parte a la disminución de los niveles de radiación, pero es probable que también resulten importantes los factores ontogénicos (las hojas más viejas, caracterizadas por los valores de r_i mayores, se encuentran en la base del canopeo). La resistencia foliar y su variación en altura son factores importantes que condicionan la transpiración del cultivo en la mayoría de las situaciones, pero se hacen particularmente importantes cuando se desarrolla estrés hídrico en las plantas.

La marcha de la Fig. 30 corresponde a un cultivo de maíz creciendo en suelo húmedo (notar la importante contribución del suelo a la evapotranspiración total), pero en cultivos sometidos a condiciones más rigurosas (menor disponibilidad de agua en el suelo, mayor demanda atmosférica) se ha observado reducciones marcadas y transitorias en la transpiración de las capas superiores al promediar el día (Fig. 28). Estas variaciones de transpiración estaban asociadas a aumentos de r_i , probablemente debido a una reducción de Ψ_{hoja} por debajo del umbral requerido para afectar r_i y/o un aumento de la dosis de ABA que llega a la hoja.

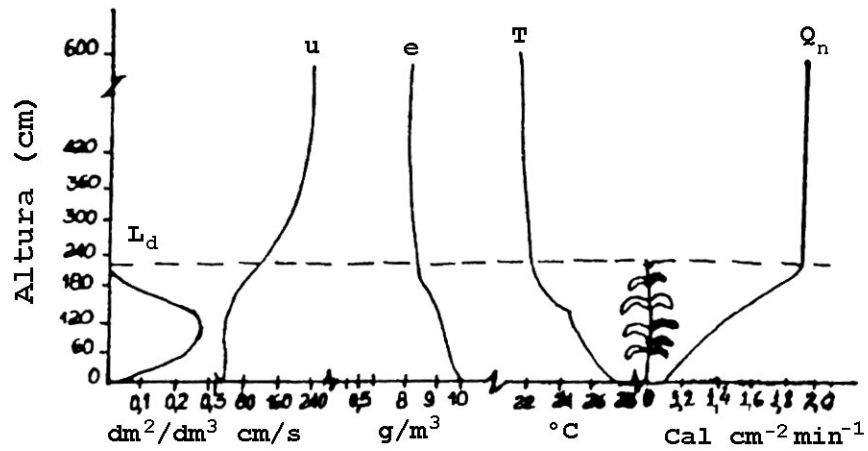


Fig. 29: Distribución en altura de la densidad de área foliar (L_d), velocidad del viento (u), contenido de vapor de agua (e), temperatura del aire (T), y radiación neta (Q_n) cerca del mediodía en un cultivo de maíz de $L = 3,6$.

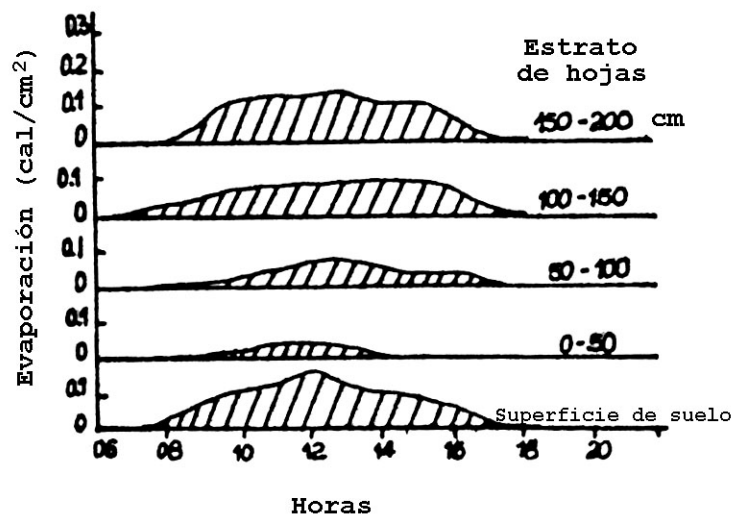


Fig.30: Distribución en altura de la evapotranspiración por unidad de área foliar o de suelo en un cultivo de maíz durante un día de cielo despejado.

La discusión precedente ha enfatizado el papel de L en determinar las variaciones estacionales en ET y la partición de ET entre E y T. Cuál es el papel del control estomático en la modulación de la

transpiración de un cultivo?. La Fig. 31 muestra la relación entre el agua disponible en el suelo y el ET relativo para cultivos de alto L de trigo y soja. El uso de ET relativo permite excluir la mayoría de los efectos de variaciones de demanda evaporativa entre días. Estos resultados indican que el control estomático ejerce un efecto importante sobre ET únicamente cuando el agua disponible en el suelo baja a valores menores que 30%. Respuestas similares se han encontrado para una variedad de cultivos anuales.

No obstante, la aproximación representada por las rectas en la Fig. 31 no explica toda la variabilidad de los datos observados en ese experimento. A qué podría deberse la variabilidad restante?. Mediciones detalladas efectuadas utilizando plantas expuestas a un rango importante de demandas evaporativas (entre 6.4 y 1.4 mm d^{-1}) y condiciones de agua en el suelo (-0.02 a -4 MPa) (Fig. 33) sugieren la existencia de interacciones entre demanda evaporativa y disponibilidad hídrica que reflejarían la acción del control estomático en circunstancias en las que existen desequilibrios marcados entre la demanda evaporativa y la capacidad de las raíces para extraer agua del suelo. En la Fig. 32, la ET se representa en valores relativos a la ET de una planta creciendo en suelo muy bien provisto de agua. Si la demanda es baja, la ET relativa solamente decae a valores muy bajos de potencial agua del suelo, si por el contrario la demanda es alta, la ET relativa comienza a descender a valores altos de potencial agua del suelo. Información de este tipo sugiere que la demanda también juega un papel importante en el control de la pérdida de agua por las plantas, además de los efectos del agua en el suelo.

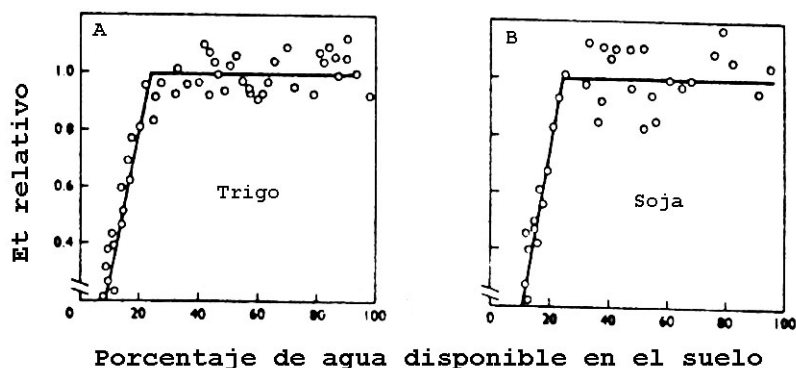


Fig 31: ET relativo (Et del cultivo/ET del cultivo regado) de cultivos de trigo y soja en función del porcentaje de agua disponible en el suelo (100%= agua retenida entre -0.03 y -1.5 MPa en el perfil explorado por las raíces).

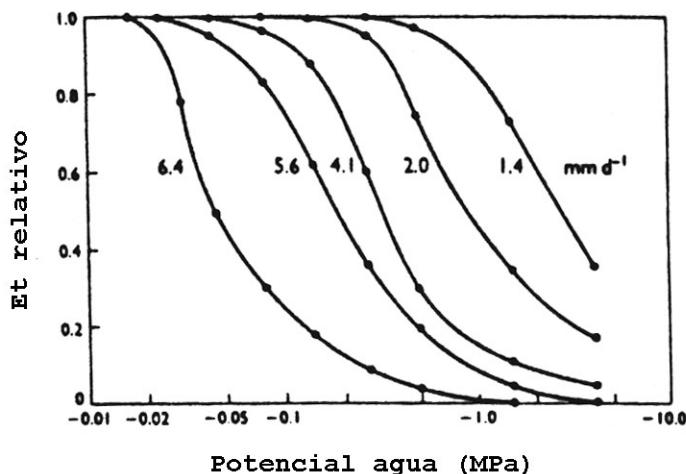


Fig 32: ET relativo de maíz para distintas condiciones de disponibilidad hídrica en el suelo y demanda evaporativa (los valores al lado de cada curva indican la ET de un cultivo bien provisto de agua).

ESTRÉS HÍDRICO

La sequía es un fenómeno ambiental, meteorológico, que se define como la falta de lluvias durante un período suficiente como para ocasionar el agotamiento parcial o total del agua disponible en el suelo y producir daños en los vegetales. El período de tiempo requerido para causar daños depende de la especie, la capacidad de almacenamiento de agua del suelo, y las condiciones atmosféricas que afectan la tasa de evaporación y transpiración. La sequía puede ser permanente, como en áreas desérticas; estacional, en áreas con estaciones húmedas y secas definidas; o bien ocasional como en muchas áreas húmedas. Es importante reconocer que aún en áreas y/o estaciones en las que el promedio de lluvias es suficiente para permitir la siembra de cultivos anuales, puede haber patrones de escasez de agua particulares. Así, durante la estación de crecimiento potencial el patrón puede ser de sequía temprana, sequía terminal o sequía intermitente. Saber cuál es el patrón de disponibilidad hídrica para un cultivo determinado es un elemento esencial en la búsqueda de mayor resistencia a la sequía para ese cultivo y en el diseño de sistemas de manejo que minimicen los efectos de la sequía.

En una primera aproximación, se dice que una especie es resistente a la sequía cuando tiene atributos que le permiten enfrentar con éxito la exposición a la sequía. Se utilizan criterios diferentes de resistencia a la sequía para especies cultivadas y no cultivadas. Para las segundas, la resistencia a la sequía se refiere a la capacidad de la especie de sobrevivir la sequía y mantener su presencia en un sitio determinado. Entre las especies cultivadas, se dice que un cultivar manifiesta resistencia a la sequía cuando su rendimiento se ve menos afectado por ésta adversidad que la de otro cultivar.

Adaptaciones

Las adaptaciones son modificaciones hereditarias en las estructuras y procesos, que aumentan las probabilidades de supervivencia de los organismos en un ambiente dado. Existe una marcada tendencia a suponer que un carácter especial que se encuentra con frecuencia en las especies que exhiben tolerancia al estrés hídrico, es una adaptación beneficiosa. Por ejemplo, la cutícula gruesa, pubescencia y sensibilidad estomática, comunes en muchas especies que crecen en un hábitat seco, se consideran adaptaciones importantes. Con frecuencia lo son, pero también crecen en el mismo hábitat especies que no poseen estas características. A menudo es difícil determinar si un carácter tiene valor adaptativo en un ambiente particular, porque la supervivencia depende generalmente de una combinación óptima de caracteres tales como: disminución del área foliar y del tamaño celular, y muchos cambios bioquímicos que son consecuencias del estrés, y cuya importancia relativa en el aumento de la tolerancia no ha sido aún suficientemente explicada.

Las plantas y la sequía

La Tabla 2 resume algunas características que se presume pueden contribuir a dotar a las plantas de resistencia a la sequía. Es muy importante notar que de los atributos incluídos en esa lista, para solamente unos pocos hay pruebas más o menos robustas de que pueden contribuir a la resistencia a la sequía (p.ej. desarrollo fenológico apropiado, reducción de la carga de radiación, ajuste osmótico). También resulta importante notar que los atributos mencionados no son aditivos ni tienen valor general: de poco vale la capacidad de profundizar las raíces si el régimen hídrico del ambiente de interés es tal que solamente se recargan con agua, en promedio, el primer metro de suelo en la mayoría de los años.

Especies que eluden la sequía

El ejemplo más conocido lo constituyen las especies anuales efímeras que en regiones desérticas germinan, crecen, florecen y completan la maduración de las semillas en pocas semanas, después que una lluvia ha humedecido el suelo.

Las especies anuales de climas mediterráneos también maduran precozmente, antes que se agote el agua en el suelo. Cuando la precocidad es importante, la capacidad de tolerar bajas temperaturas durante la germinación y el establecimiento de las plántulas, es una característica valiosa que permite adelantar la siembra, y asegurar que se alcance la madurez antes que el agua sea una limitación seria.

TABLA 2. Características que pueden contribuir a la resistencia a la sequía.

1. Características que permiten eludir la sequía
Apropiado desarrollo fenológico
2. Características que otorgan tolerancia a la sequía
a) Por mantenimiento de un alto tenor de agua en los tejidos
i) Reducción en la pérdida de agua
Alta resistencia foliar y cuticular
Reducción en la carga de radiación
Baja área foliar
ii) Mantenimiento de la absorción de agua
Raíces profundas
Alta densidad radical
b) Otorgan tolerancia a bajos contenidos hídricos en los tejidos
i) Por mantenimiento del potencial de turgencia
Ajuste osmótico
Alta elasticidad de la pared celular
ii) Otorgan tolerancia a la deshidratación o a la desecación
Protoplasma resistente a la desecación

Tratándose de especies cultivadas es importante tener presente que la mayor parte del éxito que han logrado los fitomejoradores en relación al objetivo de obtener cultivares tolerantes a la sequía proviene del hecho que han logrado ajustar el ciclo de los cultivos al patrón de disponibilidad hídrica de cada zona. Así, en la Argentina se ha buscado adelantar la fecha de floración del maíz para la zona núcleo para evitar los efectos de las frecuentes sequías en la segunda mitad de diciembre. En Australia se ha logrado adelantar la fecha de floración de trigo todo lo que permite la fecha probable de la última helada, minimizando de esa manera el impacto de la sequía terminal. En ambos sistemas se han mejorado las posibilidades de los cultivos de eludir las sequías propias de cada sistema.

Plantas que toleran la sequía

Existen características que se supone pueden contribuir a que las plantas resistan mejor las sequías que coinciden con una parte importante de su ciclo. Pueden clasificarse en dos grupos, las que retardan o postergan el desarrollo de la deshidratación, y las que toleran la deshidratación.

a) Especies que mantienen alto contenido de agua en los tejidos

Las características morfológicas o fisiológicas que reducen la pérdida de agua por transpiración, o aumentan la absorción de agua, pueden evitar la deshidratación. La cutícula gruesa, la sensibilidad estomática, el enrollamiento de las hojas, reducen la pérdida de agua, y un sistema radical profundo

aumenta la absorción de agua.

Una de las garantías más efectivas contra el daño por sequía en la vegetación natural o en los cultivos, es un sistema radical extenso en cuanto a superficie abarcada, profundidad, o ambas cosas a la vez. La estructura más apropiada depende de los patrones de oferta de agua propias del sistema. Por ejemplo, los cactus que viven en zonas de lluvias poco intensas tienen un sistema muy extenso pero poco profundo. En los cultivos, la situación es algo más compleja porque normalmente se los siembra en poblaciones relativamente densas, aunque la densidad es una variable manejable por el hombre. Aun para los cultivos, una mayor profundización de raíces puede ser una ventaja en sistemas en que queda algo de agua disponible en estratos profundos del suelo. Se ha sugerido que el sorgo y el girasol tienen ventajas en este sentido sobre el maíz.

Hay gran número de características morfológicas que reducen la pérdida de agua. Los cambios en la orientación de las hojas, y el enrollamiento cuando se marchitan, reducen la carga de radiación recibida. La presencia de pelos y ceras reducen la temperatura foliar y la transpiración. La muerte y caída de hojas disminuye el área transpiratoria así como el área fotosintetizante. Sin embargo, la caída de las hojas inferiores, más viejas, tiene probablemente poco efecto porque sus tasas de transpiración y fotosíntesis son menores que las de las hojas superiores más jóvenes y más expuestas.

La reducción de la pérdida de agua por cierre estomático es muy efectiva, especialmente si esta asociada con baja transpiración cuticular. Muchas xerófitas (especies que viven en zonas áridas y que presentan adaptaciones a ese ambiente) tienen altas tasas de transpiración cuando el suelo está húmedo. Cuando se seca, los estomas se mantienen cerrados todo el día, existiendo conservación del agua pero siendo la fotosíntesis nula. En sorgo y otras especies se ha encontrado que las diferencias en el control estomático están relacionadas con la tolerancia a la sequía. Ya se mencionó que en algunas especies los estomas se cierran cuando disminuye la humedad atmosférica. Este mecanismo conserva el agua durante las horas más cálidas y secas del día, pero no está presente en otras especies que provienen del mismo hábitat.

El déficit hídrico tiene efectos importantes sobre la bioquímica y fisiología de las plantas. El ácido abscísico y la prolina se acumulan en muchas especies, y la betaína en algunas, en condiciones de sequía. Esta acumulación se considera una adaptación al estrés, pero la correlación entre la acumulación y el desarrollo del estrés no es una prueba de que la sustancia acumulada tenga algún valor adaptativo para la tolerancia. La acumulación podría ser el resultado de la perturbación de los caminos metabólicos normales. Se ha propuesto que la prolina (y la betaína en algunas gramíneas y quenopodiáceas) desempeña un papel en el ajuste osmótico, pero no está confirmado. El ácido abscísico interviene, como ya se ha visto, en el cierre estomático. Las plantas con metabolismo CAM cierran los estomas durante el día, y fijan CO₂ como ácido málico durante la noche. De este modo se reduce marcadamente la pérdida de agua por unidad de materia seca producida.

b) Especies que toleran bajo contenido de agua en los tejidos.

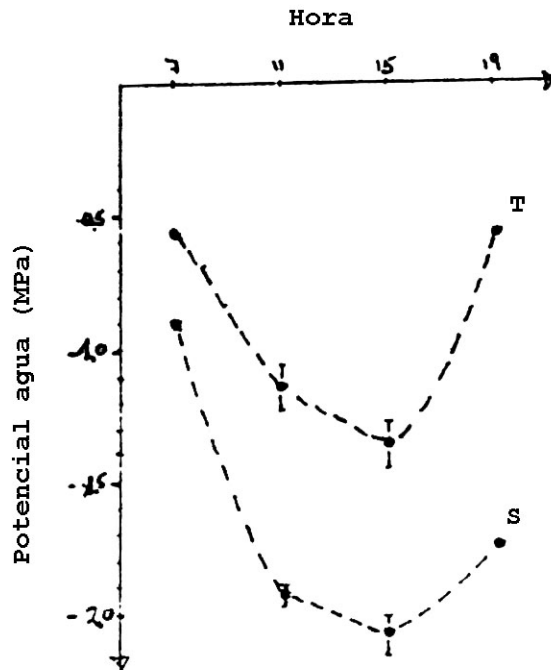
La deshidratación severa que llega a producirse con sequías prolongadas, ocasiona daño irreversible y muerte. La intensidad del déficit hídrico que puede ser tolerado varía según la especie, entre -2,0 y -2,5 MPa en girasol y más de -10 MPa en algunas xerófitas. Posiblemente las diferencias se relacionan con algunas propiedades del citoplasma y las membranas celulares, y generalmente el daño por deshidratación se atribuye a cambios físicos en la estructura celular.

Cuando se produce la deshidratación de un tejido, se produce una reducción del Ψ_o al concentrarse los solutos celulares. Se ha visto que existen especies o cultivares que tienen la capacidad de disminuir aún más el Ψ_o , aumentando la concentración interna de solutos debido a un aumento neto en la cantidad de solutos celulares. Este último proceso se conoce como ajuste osmótico, y contribuye a mantener la turgencia y los procesos que de ella dependen, con bajo potencial agua. También contribuye a mantener la apertura estomática, y el funcionamiento del aparato fotosintético. Las conexiones entre el ajuste osmótico y procesos fisiológicos que permiten mantener el rendimiento bajo sequía no están claros, aunque es evidente que los cultivares con alto ajuste osmótico sobreviven durante más tiempo expuestos a la sequía. Sea cual fuera la conexión, se han establecido correlaciones positivas entre una alta expresión de éste carácter y la resistencia a la sequía en varias especies cultivadas. Los solutos involucrados en el ajuste osmótico son iones inorgánicos, carbohidratos y ácidos orgánicos. La acumulación de prolina y betaína ya fue discutida. Aminoácidos y otros compuestos orgánicos pueden acumularse porque no se utilizan a causa del crecimiento reducido y cuando desaparece el estrés quedan disponibles para su utilización. Se ha sugerido que una mayor elasticidad de las paredes celulares también podría contribuir a mantener la turgencia en protoplastos parcialmente deshidratados, pero existen poca evidencias a favor de esta posibilidad.

Por último, se conocen algunas especies no cultivadas que se caracterizan por una muy alta capacidad para tolerar la deshidratación y recuperar posteriormente su funcionalidad (v.gr. plantas de resurrección). Se supone que las estructuras celulares tienen propiedades especiales que permiten tolerar estas variaciones en hidratación.

PROBLEMAS

1- En el siguiente gráfico figuran los datos correspondientes a las mediciones del Ψ_a en hojas de 2 plantas de girasol, durante el curso del día (T: planta bien regada, S: planta sometida a sequía). Interprete los resultados y compárelos con los de la figura 28.



2- Grafique la transpiración diaria en función del Ψ_a del suelo (valores entre -0.1 y -20 bares) en parcelas de cultivo de maíz creciendo bajo 2 condiciones de demanda atmosférica (alta y baja).

3- Cuáles serían los caracteres adaptativos que se considerarían favorables para los componentes de una pastura en una región semiárida con sequías prolongadas?. Y para un área donde se producen sequías cortas y frecuentes?.

4- Sugiera razones que expliquen la mayor sensibilidad a la sequía de los cultivos en el período inmediatamente posterior a la emergencia.

BIBLIOGRAFÍA

- Evans, L.T. 1983. Fisiología de los cultivos. Ed. Hemisferio Sur.
- Kramer, P.J 1983. Water relations of plants. Academic Press Inc.
- Loomis R.S. y Connor D.J. 1992. Crop Ecology. Ed. Cambridge University Press
- Milthorpe F.L. y Moorby, J. 1982. Introducción a la fisiología de los cultivos. Ed. Hemisferio Sur.
- Nobel, P.S. 1983. Biophysical plant physiology and ecology. W.H. Freeman and Co.
- Salisbury F.B. and Ross, C.W. 1985. Plant physiology. Wadsworth Publ. Co.
- Taiz L y Zeiger E. 1991. Plant physiology. Ed. Benjamin Cummings Publishing Co.