

Cuadro 4.- para expresar los resultados en Mega Pascal.

1	2	3	4	5	6	7
Pp 3	6	12	9	12	11	13
π -10	-12	-17	-13	-15	-13	-14

Potencial químico del agua

El potencial químico del agua (μ_w) es la contribución, en julios por mol, a la energía libre total del sistema. $\mu_w = G_w / n_w$ (J/mol), donde G_w es la energía libre del agua y n_w los moles de agua.

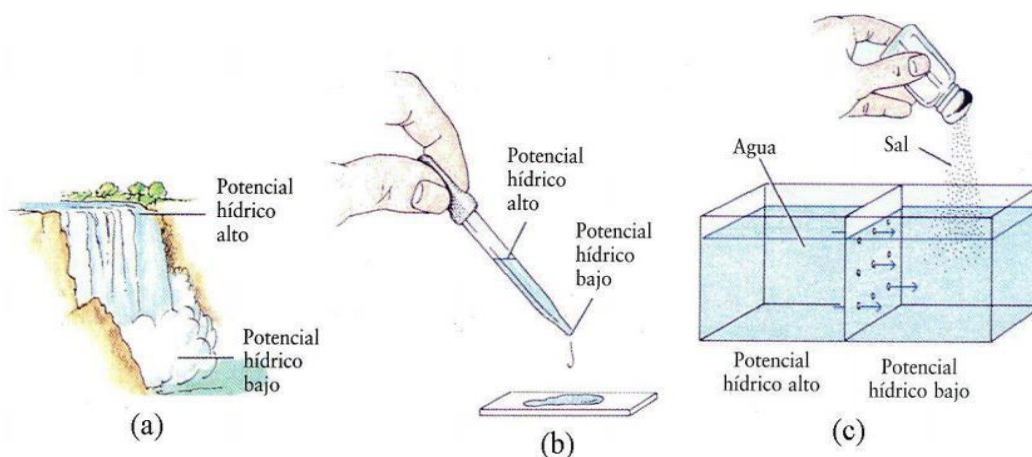


Figura 45.- Demostraciones de potencial hídrico.

A una masa de agua pura, libre, sin interacciones con otros cuerpos, y a presión normal, le corresponde un ψ igual a 0.

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

SIGNIFICADO DE LAS CANTIDADES OSMÓTICAS

El potencial hídrico permite predecir la dirección de la ósmosis, la que ocurre de un alto a un bajo potencial hídrico. Existe por lo tanto un gradiente con valores altos en la zona absorbente de las raíces de la planta y valores bajos en los órganos de la planta que pierden agua por transpiración (hojas). Esto se ilustra en el cuadro que se muestra a continuación.

Tabla 5.- Potencial hídrico de la corteza interna de diferentes órganos de *Parthenocissus tricuspidata* (Vitaceae).

Órgano	Potencial Hídrico (MPa)
Pecíolo	- 0,84
Tallo (a una altura - 0,50 de 225 cm)	
Tallo (a una altura - 0,29 de 35 cm)	
Raíz (parte vieja)	- 0,24
Raíz (zona de absorción)	- 0,16

Tabla 6.- para resumir mediante el siguiente cuadro el significado de las cantidades osmóticas.

Cantidad	Símbolo	Signo Celula Turgente	Significado	Mide
Presión osmótica	P_o	+	Fuerza por unidad de área para impedir la ósmosis	1. Máxima Pt y Pp teóricas 2. Mide concentración de solutos
Potencial osmótico	π	-	Potencial hídrico que resulta de los solutos	Grado de hidratación del protoplasma
Presión de turgor	Pt	+	Presión hidrostática instantánea que ejerce la pared sobre el protoplasto	Estira la pared celular y produce alargamiento si las paredes son plásticas
Presión parietal	Pp	+	Presión instantánea que ejerce la pared sobre el protoplasto	Aumenta la energía libre de las moléculas de agua
Potencial hídrico	ψ	-	Potencial químico del agua en el sistema menos el potencial químico del agua pura en condiciones normales	Indica dirección y velocidad de difusión relativa

La presión osmótica de una solución depende de la presencia de solutos disueltos. El potencial osmótico de la savia celular puede revelar el grado de hidratación del protoplasma. Si la concentración de solutos en la vacuola aumenta, su potencial osmótico disminuye y el agua se mueve desde el protoplasto hacia la vacuola, lo que resulta en la deshidratación del protoplasto.

Las células en una fase de crecimiento rápido y metabolismo activo, se caracterizan por una concentración baja del jugo vacuolar y una alta hidratación del protoplasma. Las células inactivas y en estado de latencia se caracterizan por una alta concentración de jugo vacuolar y una baja hidratación del protoplasma, esto se observa en semillas y en los tallos de plantas durante el período de invierno en la Zona Templada y de sequía en los Llanos Venezolanos donde la vegetación pierde las hojas.

La presión parietal aumenta el potencial hídrico del agua en la célula, lo que se traduce en un aumento en la tendencia de las moléculas de agua a escapar por exósmosis. En este mismo orden de ideas, la presión de turgor puede producir un estiramiento de la pared y en consecuencia un alargamiento celular. Las células de las plantas terrestres, donde el factor agua es limitante, no se encuentran en un estado de equilibrio, sino que continuamente pierden (evapotranspiración) y absorben agua dependiendo de las condiciones ambientales. La presión de turgencia y la parietal deben ser mucho menores que la presión osmótica de la savia vacuolar debido a la pérdida de agua hacia el medio. Las relaciones entre la presión parietal, el potencial osmótico y el potencial hídrico, se pueden ilustrar con mediciones realizadas en células de pecíolos de girasol durante los procesos de plasmólisis y expansión final cuando se colocan en agua. Todos los valores aumentan, pero el aumento de Ψ para cualquier incremento en el volumen celular es igual a la suma de π y P_p . Cualquier punto se obtiene aplicando: $\Psi = \pi + P_p$

En éste caso, la célula como un todo se comporta como un osmómetro, debido a la presencia de la membrana celular que es semipermeable, como ejemplo podemos mencionar que las células guardianes que controlan la apertura y cierre de los estomas, se mueven por un mecanismo de tipo osmótico mediante cambios en la presión de turgencia. Podemos concluir que, cualquier organelo celular que esté rodeado por una membrana semipermeable, se comporta también como un osmómetro.

DETERMINACIÓN DE LAS CANTIDADES

OSMÓTICAS Potencial osmótico.

1. Se puede calcular midiendo la plasmólisis incipiente, en otras palabras se determina la solución de un valor osmótico conocido que produce 50% de plasmólisis en el tejido estudiado.
2. Mediante la comparación que se realiza del tejido o de las células con soluciones de un valor osmótico conocido. Es conveniente determinar el potencial hídrico de una solución a partir de su concentración. Para soluciones diluidas se puede aplicar la ecuación siguiente

$$\pi = - C.R.T \quad \text{Donde:}$$

π = potencial osmótico en bar o Mega Pascal (MPa)
C = concentración en moles/ litro
R = constante de los gases (0,082 litro. atm/ °K . mol
T= Temperatura °K o grados absolutos.

Cuando se quiere aplicar esta ecuación a electrolitos se debe multiplicar por el coeficiente de isotonicidad i (mide el promedio de partículas por molécula), teniendo en cuenta que las sales disueltas en agua disocian formando iones. La ecuación se transforma en: $\pi = - i .C.R.T$ El valor de i para el NaCl es igual a 1,8 (medido), su valor teórico es $i = 2$. El CaCl_2 tiene un valor de $i = 2,4$ (medido), mientras que el teórico es de 3.

Vamos a considerar un ejemplo.

¿Calcular el potencial osmótico de una solución de glucosa 1,0 molar a 30°C?

Aplicamos la ecuación $\pi = - C. R. T$ $\pi = - (1,0 \text{ M}). (0,082 \text{ l.atm.}^\circ\text{K}^{-1}.\text{Mol}^{-1}). (303 \text{ }^\circ\text{K}) = - 24,8 \text{ bar o } - 2,48 \text{ MPa}$

¿Calcular el potencial osmótico de la misma solución de glucosa a 10°C?

$$\pi = - (1,0 \text{ M}). (0,082 \text{ l.atm.}^\circ\text{K}^{-1}.\text{Mol}^{-1}). (283^\circ\text{K}) = - 23,2 \text{ bar o } - 2,32 \text{ MPa}$$

Concluimos que el potencial osmótico es menor a 10°C que a 30°C, por lo que el agua difundirá de la solución fría hacia la caliente si se colocan en celdas separadas por una membrana semipermeable.

¿Calcular el potencial osmótico de una solución 1,0 M de NaCl a 30°C $i=1,8$?

$$\pi = - (1,8). (1,0 \text{ M}). (0,082 \text{ l.atm.}^\circ\text{K}^{-1}.\text{Mol}^{-1}). (303 \text{ }^\circ\text{K}) = - 44,64 \text{ bar o } - 4,46 \text{ MPa}$$

El efecto osmótico producido por la solución 1,0 M NaCl es 1,8 veces mayor que el de la solución de glucosa de la misma concentración y a la misma temperatura.

El potencial osmótico se puede determinar a partir de dos propiedades coligativas que son:

1. El descenso en el punto de congelación aplicando la ecuación $\pi = - 12,06 \Delta P_f$ (bar), donde ΔP_f = el descenso en el punto de congelación de la solución o de la

savia (comparado con el del agua pura). Cuando se determina el punto de congelación, se puede calcular el potencial osmótico.

2. El método de la presión de vapor. El tejido se coloca en un pequeño volumen de aire cerrado. El potencial hídrico del aire se pone en equilibrio con el Ψ del tejido, el cual tiene un cambio insignificante durante el proceso. Luego se determina el potencial hídrico del aire, midiendo su densidad (humedad) a una temperatura conocida. Si se conoce el valor de la humedad relativa (HR) se puede calcular el potencial hídrico. La humedad relativa es la cantidad de vapor de agua en el aire a una temperatura dada, comparada con la cantidad de vapor de agua que el aire puede contener a la misma temperatura.

Se puede expresar por la siguiente ecuación:

$$HR = \frac{P}{P_0} \times 100$$

Donde:

P = presión de vapor del agua a una temperatura dada.

P₀ = presión de vapor del agua pura a la misma temperatura.

La cantidad de humedad que el aire puede contener aumenta con la temperatura, por lo que la HR tiene significado solo si se conoce la temperatura.

$$\pi = -\frac{RT}{V^1} \ln \frac{P}{P_0}$$

Donde V^1 = al volumen de un mol de solvente (es lo mismo que V_w).

$$V^1 = \frac{18 \text{ g} \cdot \text{mol}^{-1}}{1 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}} = 18 \text{ cm}^3 \cdot \text{mol}^{-1} \approx 0,018 \text{ m}^3 \cdot \text{mol}^{-1}$$

Después de realizar la operación de dividir R entre V^1 y transformar los logaritmos Neperianos en logaritmos de base 10, tenemos la siguiente ecuación que permite calcular el potencial osmótico en bars a partir de la humedad relativa, conociendo la temperatura en °K.

$$\pi(\text{bars}) = -10,5T \log \frac{100}{HR}$$

Ejemplo:

¿Calcular el potencial hídrico cuando la humedad relativa a 25°C es de

80%? $\pi = -10,5 \cdot 298 \log 100/80 = -303,2 \text{ bars}$ o $-30,32 \text{ MPa}$.

Potencial hídrico. Sabiendo que la difusión de agua no ocurre entre sistemas con el mismo potencial hídrico, el método más simple para su determinación, es hallar la solución de un potencial hídrico conocido, en la que las células

vivas no muestren ni endósmosis ni exósmosis o sea encontrar la solución en la cual las células no se contraigan ni se hinchen. Esto se puede lograr midiendo la longitud de células o tejidos.

Un método rápido de medir el potencial hídrico de pedazos grandes de tejidos, tales como ramas y hojas es utilizando la cámara de presión de **Scholander**. La cámara de presión mide la presión hidrostática negativa (tensión) que existe en el xilema de muchas plantas. Se asume que el potencial hídrico del xilema es muy cercano al potencial hídrico promedio de todo el órgano. En ésta técnica, se separa de la planta el órgano a ser medido, se introduce en una cámara de presión sellada, se aplica una presión con N₂ comprimido, hasta que el agua en el xilema aparece de nuevo en la superficie cortada. La presión necesaria para restaurar la columna líquida, se llama presión de balance. La presión de balance es igual en magnitud pero de signo contrario, a la tensión que existía en el xilema, antes de cortar el órgano.

POTENCIAL OSMÓTICO, POTENCIAL DE PRESIÓN, POTENCIAL MÁTRICO

POTENCIAL OSMÓTICO

El agua pura, por convención, tiene potencial osmótico (Ψ_{π}) cero, por lo tanto, un potencial soluto nunca puede ser positivo. La relación entre la concentración de soluto (en molaridad) el potencial soluto se da por la ecuación de van't Hoff:

$$\Psi_{\pi} = -MiRT$$

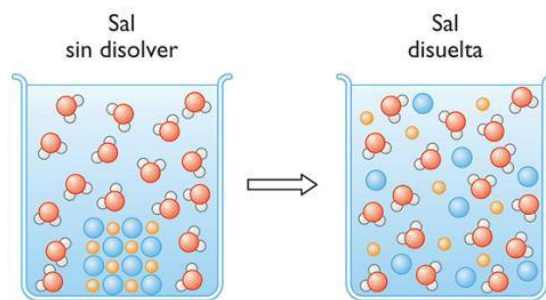


Figura 46.- Potencial osmótico

Donde: M es la concentración en molaridad del soluto, i es el factor de van't Hoff, la relación entre la cantidad de partículas en solución y la cantidad de unidades de fórmula disueltas, R es la constante de los gases ideales, y T es la temperatura absoluta.

Por ejemplo, cuando un soluto se disuelve en agua, las moléculas de agua tienden a difundir hacia fuera a través de ósmosis, que cuando no se agrega ningún soluto. Una solución por lo tanto tendrá un potencial hídrico más bajo y por lo tanto más negativo que la del agua pura. A mayor cantidad de moléculas de soluto presentes, más negativo es el potencial soluto.

El potencial osmótico tiene una implicación muy importante para muchos organismos vivos. Si una célula viva con un potencial soluto se encuentra en medio de una solución más concentrada, la célula tenderá a perder agua hacia el potencial hídrico más negativo (Ψ_w) del ambiente que la rodea. Este caso se da generalmente en organismos marinos que viven debajo

del agua de mar y plantas halófitas que crecen en suelos salinos. En el caso de una célula vegetal, el flujo de agua hacia fuera de la misma ocasionará que la membrana citoplasmática se separe de la pared celular, lo cual resulta en plasmólisis. Esto se puede medir en plantas utilizando bombas de presión. Sin embargo, la mayoría de las plantas tienen la habilidad de aumentar el potencial soluto de sus células para promover el flujo de agua hacia dentro de las mismas, y así mantener la turgencia.

Este efecto puede ser utilizado como fuente de energía para la denominada energía azul.²

POTENCIAL DE PRESIÓN

El potencial presión está basado en la presión mecánica, y es un componente muy importante del potencial hídrico total de una célula vegetal. El potencial presión aumenta cuando el agua ingresa a la célula. A medida que se produce el ingreso de agua a través de la pared celular y la membrana citoplasmática, aumenta el total de agua presente dentro de la célula, la cual ejerce una presión hacia afuera que está contenida por la rigidez estructural de la pared celular. Ejerciendo esta presión, la planta puede mantener su turgencia, y por lo tanto, la rigidez de la planta. Sin la turgencia, la planta pierde su estructura y se marchita.

El potencial presión de una célula vegetal viva es generalmente positiva. En células plasmolizadas, el potencial presión es prácticamente cero. Potenciales de presión negativos pueden ocurrir cuando el agua se haya bajo la influencia de una tensión, como se da en los vasos del xilema.

POTENCIAL MÁTRICO

Cuando el agua entra en contacto con partículas sólidas (como por ejemplo partículas de arcilla o arena de suelo), las fuerzas intermoleculares de adhesión entre el agua y el sólido pueden ser grandes e importantes. Estas fuerzas en combinación con la atracción entre moléculas de agua pueden generar una tensión superficial y la formación de micelas dentro de la matriz del sólido. Se requiere una fuerza para romper estas micelas.

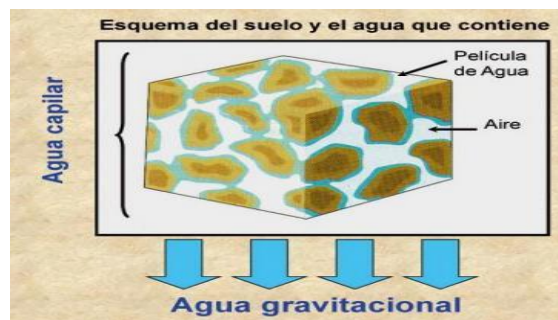


Figura 47.- Ejemplo de potencial mátrico

La magnitud del potencial mátrico depende de las distancias entre las partículas sólidas, el ancho de las micelas (véase también capilaridad) y la composición química de la matriz sólida. En muchos casos, el potencial mátrico puede ser bastante grande y comparable a otros componentes del potencial hídrico.

Los potenciales mátricos son muy importantes para la economía del agua de una planta. Potenciales mátricos fuertes (muy negativos) unen al agua con las partículas del suelo en suelos muy secos. Los vegetales forman potenciales mátricos incluso más negativos en los pequeños poros de las paredes celulares de las células de las hojas para extraer agua del suelo y permitir que la actividad fisiológica continúe en periodos de sequía. Las semillas en germinación tienen un potencial mátrico muy negativo, esto hace que el agua se absorba incluso en suelos secos, hidratando la semilla. El arbusto de la creosota puede tolerar estrés hídricos extremos, sobreviviendo incluso hasta -120 bares de potencial hídrico.

A. REACCIONES HÍDRICAS EN CÉLULAS Y TEJIDOS

En la célula vegetal el agua está presente en la pared celular y en el protoplasto (principalmente en la vacuola).

Los flujos de entrada y salida de agua del protoplasto dependerán de la relación que exista entre su ψ y el ψ del medio externo.

B. MEDIDA DEL ESTADO HÍDRICOS EN LA PLANTA

PICRÓMETRO: Es un aparato utilizado en meteorología para medir la humedad relativa o contenido de vapor de agua en el aire. Es distinto de los higrómetros domésticos. La humedad relativa del aire se calcula a partir de la diferencia de temperatura entre ambos aparatos. El húmedo es sensible a la evaporación de agua, y debido al enfriamiento que produce la evaporación, medirá una temperatura inferior. Si hay poca diferencia entre una y otra temperatura, hay poca evaporación, lo cual indica que la humedad relativa es alta. Si hay mucha diferencia, hay mucha evaporación, lo cual indica que la humedad relativa es baja. Una tabla nos puede proporcionar el dato exacto

de humedad relativa, expresada como un porcentaje con respecto a la saturación.

Conociendo la temperatura y la humedad relativa, podemos calcular también el punto de rocío o temperatura a la que se producirá la condensación del vapor de agua.

SONDA DE PRESIÓN

A una masa de agua pura, libre, sin interacciones con otros cuerpos, y a presión normal, le corresponde un ψ igual a 0. El ψ está fundamentalmente determinado por la presión y por la actividad del agua. Esta última depende, a su vez, del efecto osmótico, presencia de solutos, y del efecto matricial, interacción con matrices sólidas o coloidales.

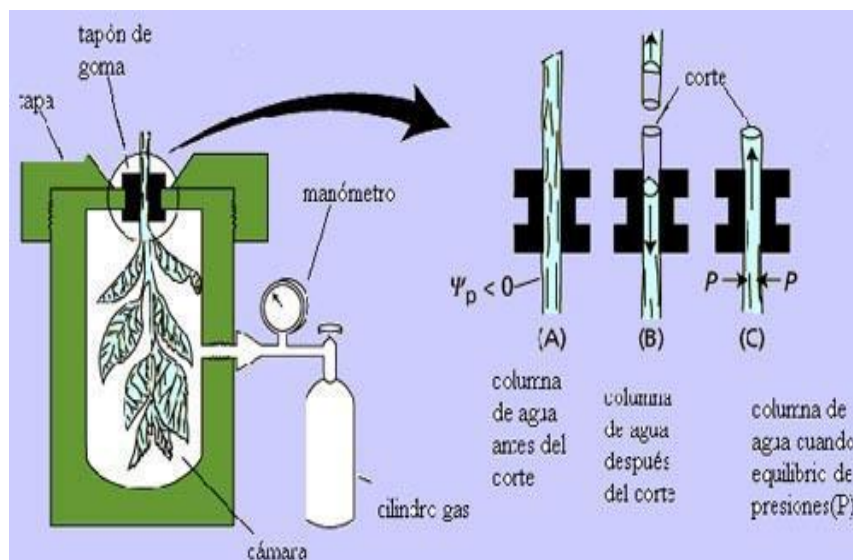


Figura 48.- Medida del estado hídrico de la planta

Enlace Recomendado:

Hernández Gil, Rubén, 2001. ENZIMAS:

<http://www.arrakis.es/~lluengo/biologia.html>; <http://WWW.foret.ula.ve/~rubenhg>
Libro botánica On Line. Universidad de Los Andes - Mérida – Venezuela.
 Unidad de Desarrollo Virtual. Versión 2.

VIDAL Jorge. Curso de Botánica. 28ª edición. Editorial Bruno. Perú. 2001
 (Signatura topográfica 581 V66).

PASE DEL AGUA

El agua y los minerales son incorporados por las raíces. El extremo de cada raíz presenta varias zonas: el ápice donde se encuentra el meristemática apical radicular, responsable del crecimiento en longitud de la misma, se halla cubierto por una caliptra que lo protege de las partículas del

suelo. A continuación se observa una zona de alargamiento, generada por la actividad mitótica del meristemo. Se continúa una zona de los pelos absorbentes. Los pelos de las raíces son extensiones unicelulares de las células epidérmicas que poseen una pared muy fina y tienen vida efímera (1-3 días). Esto aumenta el área de la superficie y permite una absorción más eficiente del agua y los minerales.

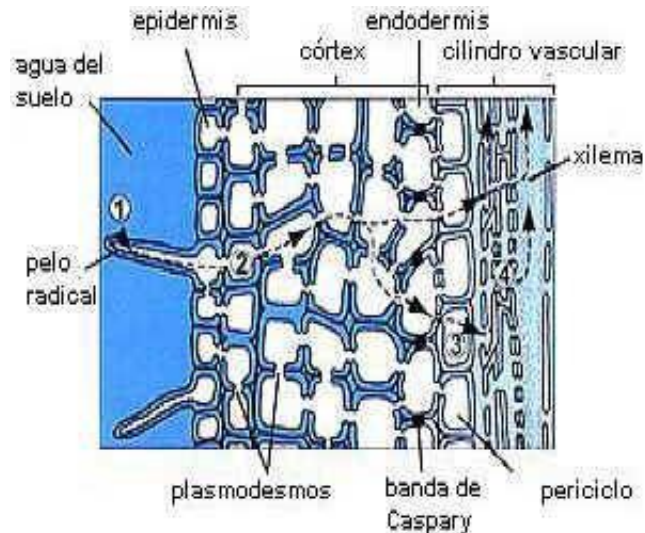


Figura 49.- Pase del agua por el pelo radical al xilema.

La endodermis contiene una cinta de material impermeable (suberina) conocida como la banda de Caspary que fuerza agua a través de las células endodérmicas y de esta manera, regulan la cantidad de la misma que llega al xilema. Solo cuando la concentración de agua dentro de las células endodérmicas caen debajo de los valores de los de las células parenquimatosas del córtex, el agua fluye a la endodermis y luego al xilema. El agua absorbida por los pelos radicales que llega a atravesar la endodermis continuará pasando de célula a célula, el transporte sería muy lento (y dependería también del tamaño del vegetal), por lo que las plantas han desarrollado para ello tejidos conductores. Hay dos tipos de materiales a transportar y a cada uno de ellos corresponde un tejido encargado de transportarlo:

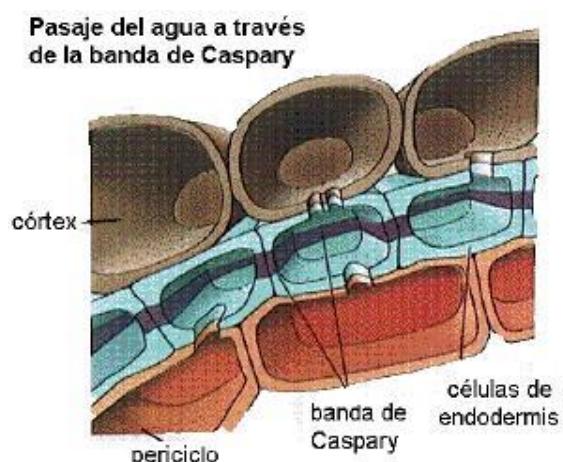


Figura 50.- Banda de Caspary una barrera para el ingreso del agua en la raíz.

El xilema al llegar a su madurez funcional está constituido por células muertas y alargadas que, al no tener contenido citoplasmático, facilitan el transporte. Este tejido está formado por células conductoras, las traqueidas cuyo largo es del orden de los milímetros y los miembros de vasos (o vasos propiamente dichos), cuyo largo es de centímetros y a veces de metros.

La cohesión es la capacidad de permanecer juntas que tienen ciertas las moléculas de la misma clase. Las moléculas de agua son polares, poseen polos, uno ligeramente positivos y el otro ligeramente negativo, lo que causa su cohesión. En el interior del xilema, las moléculas de agua se comportan como una larga cadena que se extiende desde las raíces hasta las hojas.

La adhesión es la tendencia de permanecer juntas que tienen ciertas moléculas de diferentes clases. El agua se adhiere a las moléculas de celulosa de las paredes del xilema contrarrestando de esta manera la fuerza de la gravedad y ayudando, por lo tanto al ascenso del agua por el xilema.

La vida está íntimamente asociada al agua, muy especialmente en su estado líquido y su importancia para los seres vivos es consecuencia de sus propiedades físicas y químicas exclusivas. La disposición espacial de los tres átomos que constituyen su molécula, con la consiguiente polaridad de sus cargas eléctricas, facilitan mucho la disolución en agua de otras sustancias.

Le confiere una considerable estabilidad térmica, propiedad que transmite a los sistemas complejos de los que forma parte, tales como células y órganos de los seres vivos, contribuyendo a su regulación térmica.

Su elevado calor latente de vaporización (energía necesaria para separar moléculas desde una fase líquida y moverlas hacia una fase gaseosa, a temperatura constante).

El agua es un disolvente para muchas sustancias tales como sales inorgánicas, azúcares y aniones orgánicos y constituye un medio en el cual tienen lugar todas las reacciones bioquímicas. El agua, en su forma líquida, permite la difusión y el flujo masivo de solutos y, por esta razón, es esencial para el transporte y distribución de nutrientes y metabolitos en toda la planta. También es importante el agua en las vacuolas de las células vegetales, ya que ejerce presión sobre el protoplasma y pared celular, manteniendo así la turgencia en hojas, raíces y otros órganos de la planta.

El agua, que es el componente mayoritario en la planta (80-90% del peso fresco en plantas herbáceas y más del 50% de las partes leñosas) afecta, directa o indirectamente, a la mayoría de los procesos fisiológicos.

El agua es esencial para la vida vegetal. Para sobrevivir, las plantas necesitan agua, así como nutrientes, que son absorbidos por las raíces del suelo. Las plantas contienen un 90 por ciento agua. El agua es transportada por toda la planta de manera casi continua para mantener sus procesos vitales funcionando.

Proteínas de membrana que intervienen en el transporte

Debido a su interior hidrofóbico, la bicapa lipídica de una célula constituye una barrera altamente impermeable a la mayoría de las moléculas polares. Esta función de barrera tiene gran importancia ya que le permite a la célula mantener en su citosol a ciertos solutos a concentraciones diferentes a las que están en el fluido extracelular; lo mismo ocurre en cada compartimiento intracelular envuelto por una membrana. El desarrollo evolutivo ha creado sistemas celulares destinados transportar específicamente moléculas hidrosolubles, subsanando el problema del aislamiento celular.

El transporte de moléculas es realizado por parte de las proteínas integradas en la membrana celular. Por lo general es altamente selectivo en lo que se refiere a los productos químicos que permiten pasar.

Las tres clases principales de proteínas de membrana (todas ellas de transmembrana) que intervienen en el pasaje de moléculas a través de la misma son: **proteínas de canal** que conforman un "túnel" que permite el paso de agua y electrolitos a favor de un gradiente de concentración o potencial eléctrico (forman un canal que atraviesa la bicapa en todo su espesor). La partícula que pasa se selecciona de acuerdo a su tamaño y carga. Suelen estar cerrados y abrirse frente a estímulos específicos. El pasaje se realiza de acuerdo al gradiente de concentración de las moléculas.

Las células que presentan gran permeabilidad al agua poseen un canal que facilita la entrada de la misma. La proteína responsable: la **acuoporina**, fue identificada por Peter Agre en eritrocitos, a mediados de 1980.

Agre probó su hipótesis en un experimento simple donde él comparó células que tenían la proteína en cuestión con células que no lo tenían. Cuando las células se pusieron en una solución de agua, aquellas que tenían la proteína en sus membranas *absorbieron el agua por ósmosis y se inflaron, mientras aquellas que carecen de la proteína no eran afectadas en absoluto*. Agre también ejecutó los ensayos con las células artificiales, llamadas liposomas (son un tipo de burbuja de jabón por fuera y el interior constituido por agua). Él encontró que los liposomas se volvieron permeables al agua si la proteína se incrustaba en sus membranas.

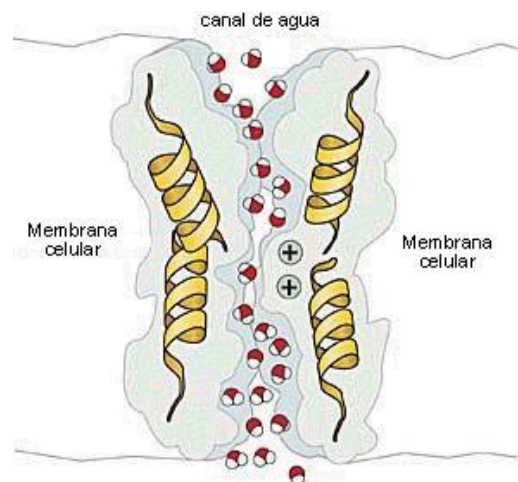


Figura 51.- Canal del agua en la membrana celular

Bombas: utilizan energía (provista por el ATP) para transportar moléculas contra un gradiente de concentración.

Transportadores: este tipo de proteínas, luego de fijar las moléculas a transportar (A), sufren un cambio de conformación (B) en manera tal que permite a las moléculas fijadas, atravesar la membrana plasmática. Se conocen tres tipos de transportadores:

"*uniport*" llevan un soluto por vez.

"*symport*" transportan el soluto y co-transportan otro diferente al mismo tiempo y en la misma dirección.

"*antiport*" transportan soluto hacia el interior (o exterior) y co-transportan soluto en la dirección opuesta. Uno entra y el otro sale o vice-versa.

Transporte pasivo y activo

Para el transporte pasivo no se requiere que la célula gaste energía. Entre los ejemplos de este tipo de transporte se incluyen la difusión de oxígeno y anhídrido carbónico, la ósmosis del agua y la difusión facilitada.

El transporte activo, en cambio, requiere por parte de la célula un gasto de energía que usualmente se da en la forma de consumo de ATP. Ejemplos del mismo son el transporte de moléculas de gran tamaño (no solubles en lípidos) y la bomba sodio-potasio.

Difusión facilitada

La difusión facilitada se realiza tanto por medio de las proteínas canal como por los "uniport". Permite que moléculas que de otra manera no podrían atravesar la membrana, difundan libremente hacia afuera y adentro de la célula.

Este proceso permite el paso de iones pequeños tales como K^+ , Na^+ , Cl^- , monosacáridos, aminoácidos y otras moléculas.

Al igual que en la difusión simple el movimiento es a favor del gradiente de concentración de las moléculas. Sin embargo su velocidad de transporte es mayor que lo que se pronostica con la ley de Fick, ya que no entran en contacto con el centro hidrofóbico de la bicapa. El transporte es específico, transportándose un tipo de moléculas o un grupo de ellas estrechamente relacionados.

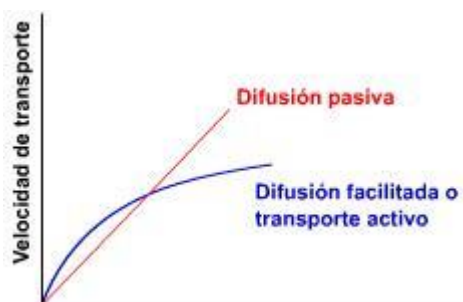


Figura 52.- Difusión pasiva y difusión facilitada para el ingreso del agua en la raíz.

La velocidad de transporte en la difusión facilitado está limitada por el número de canales disponibles en la membrana. La velocidad de transporte se satura cuando todos los transportadores están funcionando a su máxima capacidad (ver que la curva indica una "saturación") mientras que en la difusión simple la velocidad depende solo del gradiente de concentración.

La glucosa entra en la mayor parte de las células por difusión facilitada. Parece existir un número limitado de proteínas transportadoras de glucosa. El rápido consumo de la glucosa por la célula (por la tan conocida glicólisis) mantiene el gradiente de concentración. Sin embargo, cuando la concentración externa de glucosa aumenta, la velocidad de transporte no excede cierto límite, sugiriendo una limitación en el transporte.

Transporte activo

El transporte activo requiere un gasto de energía para transportar la molécula de un lado al otro de la membrana, pero el transporte activo es el único que puede transportar moléculas contra un gradiente de concentración, al igual que la difusión facilitada el transporte activo está limitado por el número de proteínas transportadoras presentes.

Son de interés dos grandes categorías de transporte activo: primario y secundario.

PREGUNTAS

1. Qué es la Osmosis.
2. En qué medio la célula se plasmólisa.
3. Qué tipo de membrana es el plasmatolema y tonoplasto.
4. Por qué está constituida la membrana plasmática.
5. En qué consiste el potencial hídrico.
6. En qué consiste el potencial osmótico.
7. Indique brevemente en qué consiste el transporte activo
8. Indique brevemente en qué consiste el transporte pasivo.

CONTENIDO HÍDRICO DEL SUELO

El **contenido de agua** o **humedad** es la cantidad de agua contenida en un material, tal como el suelo (la **humedad del suelo**), las rocas, la cerámica o la madera medida en base a análisis volumétricos o gravimétricos. Esta propiedad se utiliza en una amplia gama de áreas científicas y técnicas y se expresa como una proporción que puede ir de 0 (completamente seca) hasta el valor de la porosidad de los materiales en el punto de saturación.

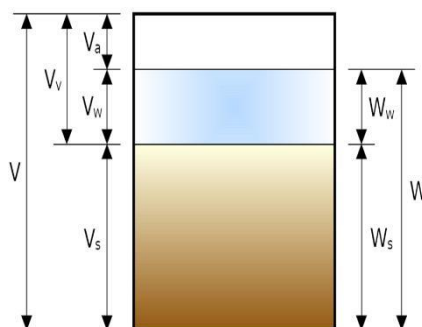


Figura 53.- Define el contenido volumétrico de agua.

El **contenido volumétrico de agua**, θ , se define matemáticamente como:

$$\theta = \frac{V_w}{V_T}$$

donde V_w es el volumen de agua y $V_T = V_s + V_v = V_s + V_w + V_a$ es el volumen total (que es $V_{\text{suelo}} + V_{\text{agua}} + V_{\text{espacio vacío}}$). El contenido de agua también puede estar basado en su masa o peso,¹ Así, el **contenido gravimétrico de agua** se define como:

$$u = \frac{m_w}{m_b}$$

Donde m_w es la masa de agua y m_b (o m_s para el suelo) es la masa de material en bruto. Para convertir del contenido gravimétrico de agua al contenido volumétrico, multiplicamos el contenido gravimétrico por la gravedad específica del material en bruto.

MOVIMIENTO DEL AGUA DESDE EL SUELO AL XILEMA RADICAL

La absorción de agua y de sales minerales se realiza por las raíces, a través de los pelos radicales o absorbentes.

Las sales minerales que se encuentran en forma iónica, necesitan de transportadores especializados situados de la membrana para entrar en la raíz. Estos transportadores son proteínas que para funcionar necesitan un gasto de ATP. Las características estructurales de la raíz permiten que el agua y las sales minerales puedan seguir dos vías de transporte hacia el xilema:

Vía simplástica.

Vía apoplástica.

El agua entra en la mayoría de las plantas por las raíces, especialmente por los pelos radicales, situados unos milímetros por encima de la caliptra.



MOVIMIENTO RADICAL DEL AGUA ATRAVEZ DE LA RAÍZ

La absorción de agua es un proceso pasivo que se produce por simple difusión, sin el aporte de energía metabólica. El agua siempre se mueve siguiendo un gradiente de potenciales químicos, de zonas de alto potencial hídrico hacia zonas de bajo potencial hídrico. El agua se difunde de la solución del suelo a la raíz a través de la epidermis, luego pasa el cortex, endodermis, periciclo y finalmente penetra en los vasos, siguiendo un gradiente de potenciales hídricos. El gradiente neto es el producido entre los vasos y el medio externo.

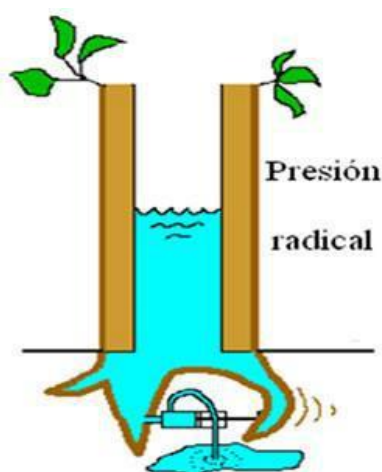


Figura 54.- Presión de la raíz.

En el interior de los vasos se desarrolla una presión hidrostática, inducida osmóticamente, a la que se le da el nombre de presión radical. Las células vivas entre los vasos del xilema de la raíz y la solución del suelo actúan como una membrana semipermeable. Podemos pensar que el xilema de la raíz actúa como un osmómetro que se encuentra sumergido en la solución del suelo; de tal forma que la máxima presión osmótica que se desarrolla depende de la concentración de la savia del vaso y de aquella en la solución del suelo.

El sistema radical sirve para sujetar la planta al suelo y, sobre todo, para encontrar las grandes cantidades de agua que la planta requiere.

Estos pelos, largos y delgados poseen una elevada relación superficie/volumen y, pueden introducirse a través de los poros del suelo de muy pequeño diámetro.

Los pelos absorbentes incrementan de esta manera la superficie de contacto entre la raíz y el suelo.

Desde los pelos radicuales, el agua se mueve a través de la corteza, la endodermis (la capa más interna de la corteza) y el periciclo, hasta penetrar en el xilema primario.

PRESIÓN RADICAL

La **presión radical** es una acción que ocurre en el interior de la raíz de una planta. Durante este proceso, el agua que penetra en la raíz a través de los pelos absorbentes produce un aumento en la presión del interior de los conductos del xilema. Esto sucede cuando las sales minerales se acumulan en el xilema, lo que determina la penetración en la planta. Una de las consecuencias de la presencia de endodermis en la raíz es la existencia de presión radical, que se genera en el xilema de la raíz y empuja el agua verticalmente hacia arriba.

Cuando la transpiración es muy reducida o nula, como ocurre durante la noche, las células de la raíz pueden aún secretar iones dentro del xilema. Dado que los tejidos vasculares en la raíz están rodeados por la endodermis, los iones no tienden a salir del xilema. De esta manera, el aumento de concentración dentro del xilema causa una disminución del potencial hídrico (Ψ) del mismo, y el agua se desplaza hacia dentro del xilema por ósmosis, desde las células circundantes. Se crea así una presión positiva llamada “presión de raíz” (presión radical), que fuerza al agua y a los iones disueltos a subir por el xilema hacia arriba.

Como ya hemos mencionado anteriormente, la raíz genera una pequeña presión positiva que empuja el agua hacia arriba. Tan pequeña, que no afecta en lo más mínimo al movimiento del agua en la planta, pero en cambio sí tiene la importancia de iniciar el movimiento desde el suelo hacia las vías interiores de distribución.

El potencial hídrico del suelo puede ser dividido en dos componentes: el potencial osmótico Ψ_s , y la presión hidrostática Ψ_p . El agua se mueve en el suelo, si exceptuamos la gravedad, predominantemente por diferencias entre el potencial osmótico.

Al ser el potencial osmótico en el interior de la raíz menor que el del agua en contacto con ella, se genera un flujo a causa de esta diferencia de potencial hídrico. Y al absorber las plantas el agua más cercana a la raíz, se produce una disminución de la presión hidrostática Ψ_p alrededor de los pelos capilares y de la epidermis de la raíz. Esto provoca una diferencia de presión en las zonas vecinas, creando un flujo hacia las áreas donde el agua ha sido absorbida.

En suelos muy secos, la presión hidrostática Ψ_p puede caer por debajo del denominado “punto de marchitez”. En este punto, el potencial hídrico del suelo es tan bajo que las plantas no son capaces de generar ningún flujo de agua alrededor de la raíz, mostrando síntomas de marchitez debido a la imposibilidad de reponer el agua perdida por la transpiración. Esto significa que el potencial hídrico total del suelo Ψ_w , es menor o igual al potencial osmótico de la planta Ψ_s .

Esto mismo sucede cuando la concentración de sales en el suelo es muy alta debido al abonado, creando un suelo hipertónico. El potencial osmótico del suelo será menor al interior de la raíz, impidiendo así, la absorción del agua por ésta. Los síntomas producidos por exceso de sales, se asemejan a los de la sequía

FLUJO HÍDRICO A TRAVÉS DEL

XILEMA Potencial hídrico:

El agua en estado líquido es un fluido cuyas moléculas se hallan en constante movimiento. La movilidad de estas moléculas dependerá de su energía libre, es decir de la fracción de la energía total que puede transformarse en trabajo. La

magnitud más empleada para expresar y medir su estado de energía libre es el potencial hídrico (Ψ_w). El Ψ_w se mide en atmósferas, bares, y megapascales (Mpa), siendo $0,987 \text{ atm} = 1 \text{ bar} = 0,1 \text{ Mpa}$, y suele ser representado por la letra griega "PSI" Ψ . A una masa de agua pura, libre, sin interacciones con otros cuerpos, y a presión normal, le corresponde un Ψ_w igual a 0.

El Ψ_w está fundamentalmente determinado por la presión y por la actividad del agua. Esta última depende, a su vez, del efecto osmótico, presencia de solutos, y del efecto de la gravedad.

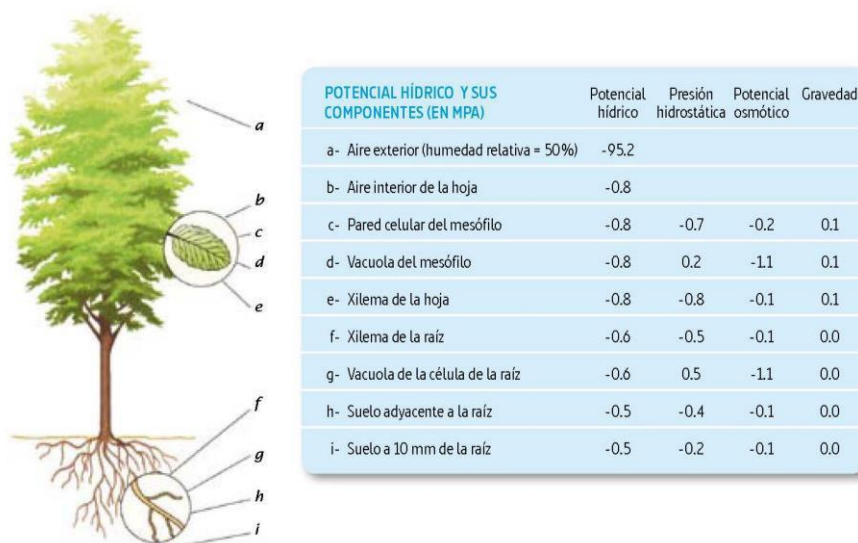


Figura 55 y tabla 7.- Potencial hídrico y sus principales componentes.

El Ψ_w se puede expresar en la suma de sus componentes:

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

El Ψ_p , *presión hidrostática*, es nulo a presión atmosférica, positivo para presiones por encima de la atmosférica, y negativo en condiciones de tensión o vacío.

El Ψ_s , *potencial osmótico*, representa la disminución de la capacidad de desplazamiento del agua debido a la presencia de solutos. A medida que la concentración de soluto (es decir, el número de partículas de soluto por unidad de volumen de la disolución) aumenta, el Ψ_s se hace más negativo. Sin la presencia de otros factores que alteren el potencial hídrico, las moléculas de agua de las disoluciones se moverán desde lugares con poca concentración de solutos a lugares con mayor concentración de soluto.

El Ψ_s se considera 0 para el agua pura.

El Ψ_g , *potencial gravitacional*, representa la fuerza ejercida sobre el agua por la gravedad. A mayor altura del suelo, mayor Ψ_g

Teoría de la tensión-cohesión

En teoría, la presión necesaria para mover el agua a través del xilema se crea sumando la presión positiva generada por las raíces, y la presión negativa creada en las hojas.

Figura 56.- Muestra gráfica de tensión-cohesión y cavitación (espacio con aire).



Cabe considerar la presión generada por la raíz como insignificante, ya que generalmente suele ser inferior a 0.1MPa. En cambio, las hojas al transpirar desarrollan una gran tensión (presión hidrostática negativa - Ψ_p), y ésta es la presión que “estira” el agua hacia arriba a través del xilema. Este mecanismo es conocido como “teoría de la tensión-cohesión” ya que requiere de las propiedades cohesivas del agua para mantener grandes tensiones en la columna de agua del xilema.

El potencial hídrico llega a ser enorme en árboles grandes, alcanzando en algunos casos las 30 atmósferas.

Cuando la tensión llega al máximo las propiedades cohesivas del agua no son suficientes para mantener unida la columna de agua, entonces ésta se rompe, generando una burbuja de aire en el xilema.

Este efecto se denomina cavitación, y es solventado por la planta derivando el flujo de agua a los canales contiguos (traqueidas). De este modo, el árbol evita que la cavitación bloquee totalmente el flujo de agua ascendente.

Traqueidas de *Picea* sp. mostrando las punteaduras porosas entre traqueidas

Las traqueidas están formadas por las paredes de células muertas elongadas en forma de huso y dispuestas en filas verticales, formando vasos cerrados con membranas oblicuas con las que se unen de forma vertical. El agua puede pasar de unas traqueidas a otras a través de las membranas superiores, o a través de las paredes laterales por medio de unos pequeñas punteaduras microscópicas que comunican una traqueida con otra mediante un pequeño poro que actúa a modo de válvula. Es poroso a muy baja presión, pero posee la capacidad de bloquearse al aumentar esta presión, aislando de este modo las peligrosas burbujas de aire producidas por la cavitación.

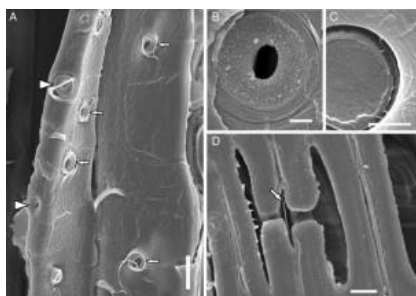


Figura 57.- A Punteaduras mostrando los poros entre traqueidas. B y C poros de maderas vieja y nueva. D corte transversal de una punteadura, mostrando la estructura que hace las funciones de válvula.

En condiciones normales, al reducirse la tensión (ciclo nocturno), las burbujas de gas son reabsorbidas, y el flujo restaurado.

Absorción

El contacto íntimo entre la superficie de la raíz y el suelo es esencial para una efectiva absorción de agua. Los “**pelos radicales**” son microscópicas extensiones de células epidérmicas que aumentan considerablemente la superficie de absorción. En plantas adultas y en época de crecimiento, estos pelos suponen más del 60% de la superficie de la raíz.



La absorción se produce únicamente en zonas apicales de la raíz, a través de los pelos radicales. Las raíces maduras son incapaces de absorber agua del suelo.

Viendo la importancia de los pelos radicales en la absorción del agua, es fácil entender los problemas de enraizado. Al manipular el suelo, la mayoría de estos microscópicos pelos, frágiles como cristal, son desprendidos, imposibilitando así que la planta pueda reponer el agua transpirada.

La raíz en crecimiento, solo se desarrolla en suelo húmedo. Si entra en contacto con un área con presión hidrostática muy baja, detendrá su crecimiento.

Figura 58.- Pelos absorbentes de una raíz.

A medida que la planta crece, las raíces pasan por unos cambios en su anatomía que afectan a la permeabilidad de los solutos y del agua. En una raíz primaria y realizando un corte longitudinal observamos 4 zonas: Caliptra, el ápice meristemático, la zona de alargamiento y la zona de diferenciación. El crecimiento en los primeros estadios de la raíz es ocasionado por el alargamiento y la división celular. Las partes vegetativas de la raíz reciben un empuje del alargamiento celular hasta 5cm al día.

Después del alargamiento, las zonas se diferencian en diversos tejidos: la epidermis, el cortex, la endodermis y la estela.

En el centro o estela nos encontramos los dos elementos conductores: El xilema y el floema.

El agua se absorbe a través de los pelos y otras células siguiendo un camino radial a través de las células exteriores hasta el xilema localizado en la estela. En la endodermis (células que rodean al tejido vascular, la difusión se bloquea por la capa de suberina que es impermeable al agua y denominada Banda de Caspary.

La banda de Caspary es una diferenciación de las paredes primarias de las células de la endodermis de las raíces de las plantas es una capa de suberina o lignina o ambas sustancias impermeable que se extiende sin sucesión de continuidad a lo largo de las paredes radiales y transversales.

El agua se encuentra forzada a atravesar la membrana y el citoplasma de las células del endodermis que forman una barrera osmótica entre el cortex y la estela. Además el agua puede pasar de una célula a otra a través de los plasmodesmos creando la vía del simplasto.

Tanto los pelos radicales como la epidermis merecen una atención especial como superficies absorbentes. En las plantas vasculares es el tejido conductor de agua y sales minerales. En varias plantas el xilema está compuesto por vasos, traqueidas, fibras y parénquima.

El floema es el tejido conductor especializado en la translocación de fotoasimilados. El movimiento de este contenido puede ser tanto ascendente como descendente y sus diferentes componentes pueden moverse en sentidos contrarios, aún dentro de un mismo haz conductor.

CAVITACIÓN Y EMBOLISMO

La cavitación, viene a ser la formación de burbujas por efecto de los gases disueltos en el agua; los cuales interrumpen la columna líquida y bloquea la conducción.

Embolismo, viene a ser la embolia formada en el interior de los vasos o traqueidas por la extensión rápida de la burbuja de gas. Viene a ser una consecuencia directa de la cavitación.

El xilema, sin embargo, minimiza los efectos de la embolia; por una parte, las punteaduras actúan como válvulas complicadas que se cierran cuando la presión aumenta en uno de los vasos y, por otra parte, el agua puede moverse lateralmente a través de las punteaduras evitando, así, el conducto bloqueado. En árboles viejos, una porción considerada del xilema puede no ser funcional debido a embolias o depósito de materiales que interrumpen la continuidad de la columna de agua. Clark y Gibbs (1957) demostraron que, en algunas especies de árboles canadienses, hasta un 40% del volumen del tronco puede estar ocupado por gases.

RECUPERACIÓN DE LA EMBOLIA

Parece ser que los factores responsables de la cavitación son fundamentalmente tres:

El déficit hídrico asociado a tasas elevadas de transpiración y altas tensiones xilemáticas, especialmente en hojas y ramas pequeñas.

La congelación del xilema en el invierno conduce a la formación de numerosas burbujas de aire cuando se presenta la descongelación, extendiéndose así la embolia.

Los agentes patógenos como las bacterias y los hongos. Las enfermedades vasculares como la grafiosis (***Ceratocystis ulmi***), responsable de la desaparición de los olmos en Europa y Norteamérica, es el resultado de dos factores que se presentan conjuntamente o no. El primero es la producción de toxinas por los agentes patógenos, que matan a las células. El segundo es, en reacción a estas toxinas, la producción por las células que rodean los vasos de unas excrescencias en formas de bolas que tapan a los vasos y que causa la cavitación.

MOVIMIENTO DEL AGUA EN LA HOJA

La **circulación del agua** en los vegetales cumple la función de transportar nutrientes y otras sustancias como el agua, sales minerales, entre otros. Se realiza de un modo peculiar diferente al de los animales.

El agua circula, desde la raíz hacia las hojas por los vasos leñosos. Es absorbida por la raíz, a nivel de los pelos radiculares o absorbentes haciendo así que las plantas se nutran y su degradación fisiológica se demore más en el tiempo mientras que no la tenga.

TRANSPIRACIÓN

La **transpiración vegetal** consiste en la pérdida de agua en forma de vapor que se produce en las plantas. A las hojas de ésta llega gran cantidad de agua absorbida por las raíces, pero sólo una pequeña parte se utiliza en la fotosíntesis. Su principal función es eliminar en forma de vapor el agua que no es utilizada por las plantas. Además, el agua transpirada permite el enfriamiento de la planta, debido al elevado calor de vaporización del agua (para evaporarse necesita consumir muchas calorías).

Normalmente es muy difícil distinguir la transpiración de la evaporación proveniente del suelo por lo que al fenómeno completo se le denomina "evapotranspiración", siendo éste un parámetro importante en el diseño de la técnicas de regadío que se utilizarán.

La transpiración de las plantas es el proceso de eliminación de vapor de agua a través de los estomas (poros minúsculos), que se encuentran principalmente en la epidermis de las hojas. La radiación solar (luz visible u otras formas de energía radiante provenientes del sol), actúa sobre la apertura y cierre de los estomas. Cuando la luz desaparece las estomas se cierran y la transpiración, supuestamente, se detiene. Con relación a la humedad relativa (presión de vapor de la atmósfera), mientras más alta sea menor es la transpiración. La temperatura está directamente relacionada con la presión de vapor, tanto al interior de los órganos de la hoja, como de la atmósfera circundante; a mayor temperatura menor es la presión de vapor y, por lo tanto, mayor es la transpiración.

El viento aumenta la gradiente de presión de vapor a través de las estomas y, en consecuencia, aumenta la transpiración.

Todo lo anterior implica la pérdida de agua desde la planta, pero, para que realmente esta pérdida se produzca, la planta tiene que haber absorbido agua desde el suelo a través de las raíces. Ambos procesos, absorción y transpiración, son esenciales para la sobrevivencia de las plantas.

El proceso de evaporación de la humedad desde el suelo adyacente a las plantas (sin ser utilizada por ellas), incluida la del agua depositada por el rocío y la lluvia, ocurre conjuntamente con la transpiración.

En suelos arenosos la humedad profundiza rápidamente produciéndose un escaso movimiento lateral, a diferencia de los arcillosos en que el movimiento lateral predomina sobre el que se produce en profundidad. Esto tiene relación con la velocidad de infiltración del agua en el suelo la que es mayor en los suelos arenosos que en los arcillosos, lo que se relaciona, entre otros, con la porosidad total de los suelos, la distribución y tamaño de los poros, y las fuerzas o energía con que el agua es retenida por las partículas del suelo. En un terreno arenoso aunque la porosidad total (%) es menor que en uno arcilloso, los poros son de mayor tamaño, por lo tanto el agua infiltra o percola más rápidamente hacia las capas más profundas del suelo.

Con relación a la planta, mientras mayor sea el desarrollo de su follaje, mayor es la pérdida de agua en el proceso de transpiración, debido a que existe una mayor área foliar, como se observa en este cultivo de alfalfa.

En la medida que avanza la temporada de crecimiento de cultivos y frutales, va aumentando el área foliar, por lo tanto aumenta el número de estomas, y en consecuencia la transpiración. Esto implica que los riegos deban darse con mayor frecuencia y por más tiempo, es decir con mayor cantidad de agua, cuando el cultivo está más desarrollado. Las pérdidas de agua se pueden aminorar si se utiliza sistemas de riego localizado.

También las pérdidas por evapotranspiración son menores cuando se establecen cortinas cortaviento o cuando se usa mulch. Bajo tales condiciones, se disminuye la transpiración de las plantas y la evapotranspiración desde el suelo.

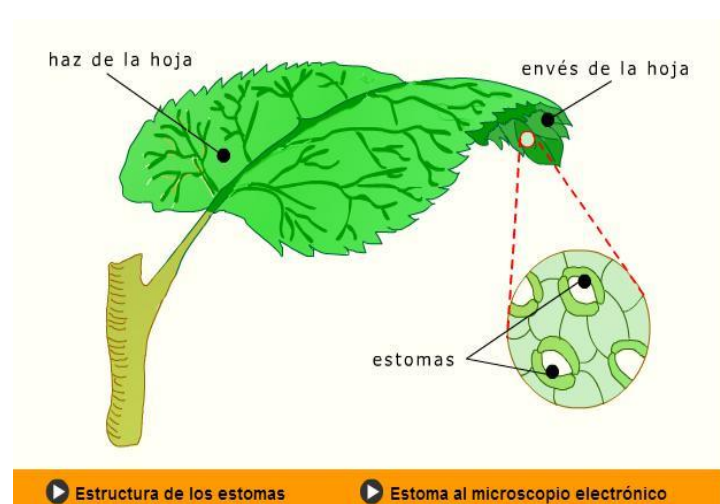
Algunos ejemplos de cómo aminorar las pérdidas de agua: Los métodos localizados (goteo, cintas, microaspersión), como su nombre lo indica, tienen la ventaja de regar únicamente la zona de raíces, lo que implica que sólo se debe aplicar el agua que las plantas son capaces de absorber.

Estos métodos, de alta eficiencia, además de ocupar caudales más pequeños, evitan o aminoran las pérdidas por escurrimiento superficial, facilitan el control de malezas, se puede administrar a través de ellos, dosificadamente, fertilizantes y pesticidas solubles en agua, requieren menos mano de obra mientras se riega, la que se puede derivar a otras actividades del predio, etc.

MOVIMIENTO ESTOMÁTICO

ESTRUCTURA DE LOS ESTOMAS Y MECANISMOS DEL MOVIMIENTO ESTOMÁTICO

Los estomas son estructuras especializadas de la epidermis formadas por dos células con una forma arriñonada, son las células oclusivas que delimitan un espacio entre ellas que es el ostiolo. Se encuentran en los órganos aéreos de la planta y abundan en el envés de las hojas. Observa en estos dibujos que las células que lo forman poseen cloroplastos y la pared engrosada en la zona que rodea al ostiolo. Por los estomas se produce el intercambio de gases y la pérdida del vapor de agua durante la transpiración.



La capacidad de los estomas de abrirse o cerrarse, se base en las deformaciones que pueden experimentar las células oclusivas de acuerdo con su contenido hídrico.

Figura 59.- Hoja y estomas en el envés por donde la planta transpira. El agua de la planta se pierde (evapora) por los estomas.

Las células guarda regulan la abertura de los estomas mediante la integración de diferentes señales, tanto endógenas como exógenas (ambientales).

Una adecuada regulación de los estomas va a conseguir un eficiente uso del agua y una tasa óptima de intercambio de CO_2 para la fotosíntesis, siendo esencial para una adaptación de las plantas a la falta de agua o estrés hídrico.

La habilidad de las plantas para controlar la abertura estomática les permite responder de una forma rápida a los cambios en el medio ambiente. Por ejemplo, puede prevenir una pérdida excesiva de agua, limitar la absorción de compuestos líquidos no deseados o de contaminantes atmosféricos a través de los estomas.

Incluso, aún en presencia de abundante agua, las plantas ponen en marcha una regulación temporal de los estomas para limitar las pérdidas de agua durante el proceso de absorción de CO_2 , es decir, los estomas se abren durante el día y se cierran durante la noche para prevenir pérdidas innecesarias de agua, ya que durante este periodo no se produce fotosíntesis y no hay demanda de CO_2 .

Con los primeros rayos de sol, la planta de nuevo comienza a hacer fotosíntesis, de nuevo los estomas se abren ya que la demanda de CO_2 es elevada. La abertura de estomas favorece la *transpiración* de la planta. Este proceso de transpiración cumple varias funciones:

1.- Se crea una corriente transpiratoria que permite el transporte de nutrientes desde las raíces hasta las partes de la planta en crecimiento.

2.- Enfría las hojas cuando la temperatura es elevada o hay una fuerte intensidad luminosa, es decir, los estomas favorecen una regulación térmica

No obstante, algunos investigadores sostienen que, en su conjunto, la transpiración (pérdida de agua) es un mal necesario que entra en conflicto con la necesidad de las plantas para tomar el CO₂ necesario para realizar la fotosíntesis.

En condiciones de estrés hídrico, la cadena de transporte electrónico sigue funcionando, lo que favorece que la energía de excitación pueda pasar desde las moléculas de clorofila foto-excitadas directamente al oxígeno, formando oxígeno singlete (¹O₂).

Además, en el fotosistema II se produce la formación de radicales superóxido (O₂⁻), peróxido de hidrógeno (H₂O₂) y radicales hidroxilo ([•]OH) (Suzuki et al 2012). Las células guarda contienen menos cloroplastos y de menor tamaño y un contenido menor de clorofila (entre 1-4%) que las células del mesófilo.

Sin embargo, se ha demostrado que el proceso de fotofosforilación (síntesis de ATP en la membrana de los tilacoides) por parte de los cloroplastos de las células guarda es muy activa.

Por lo tanto, los ROS generados en la cadena de transporte fotosintética de los cloroplastos de las células guarda puede tener una función muy importante en la respuesta de las plantas a diferentes estímulos ambientales (Pfannschmidt 2003).

Sin embargo, el ácido abscísico (ABA) tiene un protagonismo clave en el control del cierre estomático.

El ABA induce la generación de H₂O₂ en las células guarda dando lugar a un cierre de los estomas (Fig. 2). La generación de H₂O₂ inducida por ABA tiene dos posibles fuentes: (1) los cloroplastos y (2) la actividad NADPH oxidasa de membrana plasmática (Zhang et al 2001a; 2001b). La NADPH oxidasa de membrana es una enzima que reduce el oxígeno a O₂⁻, que posteriormente será dismutado hasta H₂O₂ por acción de la actividad SOD.

En *Arabidopsis*, la NADPH oxidasa presenta dos subunidades (AtrbohD y AtrbohF). En este sentido, un doble mutante *atrbohD/F* mostró un reducido cierre estomático así como una reducida producción de *especies reactivas de oxígeno* (ROS) comparado con las plantas silvestres. La aplicación exógena de H₂O₂ restauraba el cierre estomático, lo que revelaba una conexión entre la generación de ROS por la NADPH oxidasa y el ABA en el cierre estomático (Kwak et al. 2003).

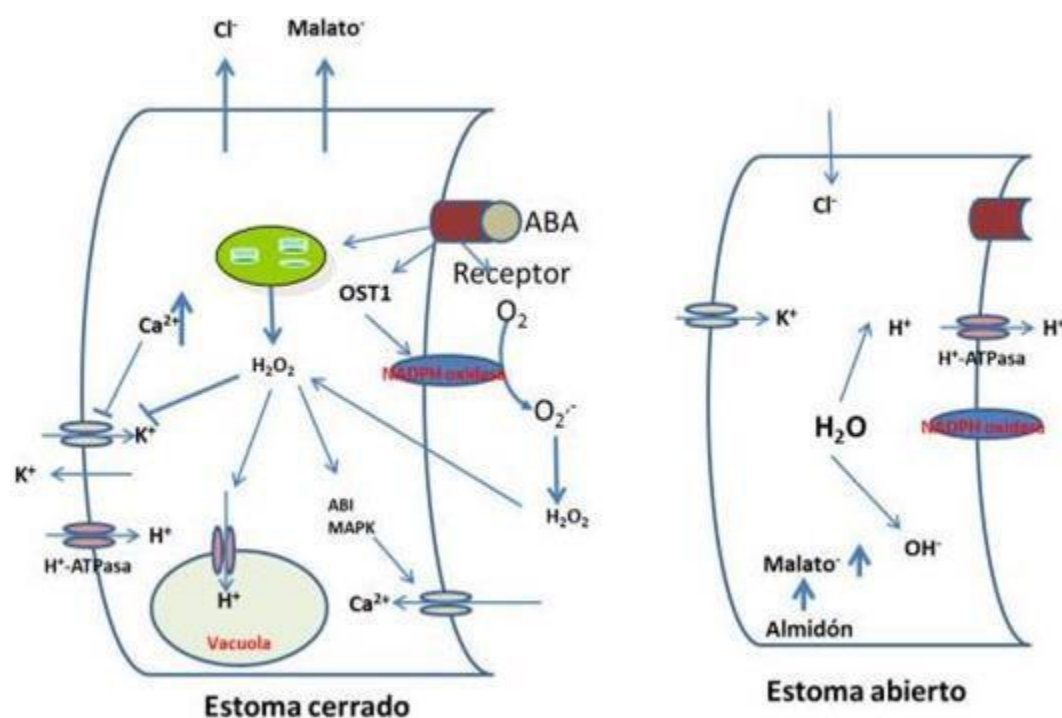


Figura 60.- Rutas de señalización descritas en la regulación estomática.

Está bien documentado que la concentración de iones determina la turgencia de las células guarda y el tamaño de la abertura estomática. Los cambios de turgencia pueden ser debidos a una modificación del potencial hídrico (ψ) de las células oclusivas o de cambios activos del potencial osmótico (ψ_s). Ambos mecanismos conllevan movimientos de agua en ambas direcciones en las células guarda, que finalmente va a producir una abertura o cierre del estoma. Cuando el estoma se abre se produce un aumento masivo de solutos en las células guarda.

Esto provoca un descenso de ψ_s y una entradas de iones, sobre todo K^+ (también Na^+ en plantas halófitas) y Cl^- hacia las células guarda u oclusivas. La entrada de K^+ se produce por el bombeo activo de H^+ fuera de las células oclusivas por acción de una H^+ -ATPasa de membrana. La entrada de K^+ se equilibra con una entrada de Cl^- y sobre todo con la acumulación del ion malato. El ácido málico se produce a partir del ácido oxalacético, que a su vez procede del catabolismo del almidón almacenado (Sánchez-Díaz y Aguirreolea 2000). El estoma se cierra cuando la H^+ -ATPasa se inactiva y el K^+ y el Cl^- salen de forma pasiva de las células oclusivas. Por otro lado, el aumento de los niveles intracelulares CO_2 favorece la salida de algunos aniones (Cl^- y malato) de las células guarda, lo que también contribuye al cierre de los estomas (Fig. 60).

Se ha demostrado que el H_2O_2 inactiva el transporte de K^+ hacia el interior celular y produce una alcalinización del citosol al activar el transporte de H^+ hacia la vacuola. Al mismo tiempo, el H_2O_2 puede mediar en la señalización del ABA al activar los canales de Ca^{2+} , aumentando su concentración en el

citósol y activando el cierre de los estomas (Pei et al. 2000). Un estudio reciente ha demostrado que el receptor del ABA (PYR/PYL/RCAR) regula los canales de K^+ y de Cl^- mediante la activación de los canales de Ca^{2+} de membrana plasmática por parte de las ROS (Wang et al 2013).

Las ROS pueden actuar sobre las MAPKs (proteín kinasas activadas por mitógeno), MAPK fosfatasas o proteín kinasas dependientes de Ca^{2+} modulando su actividad. EL H_2O_2 inactiva las proteín fosfatasas ABI1 y ABI2 (Meinhard et al 2002), como también ocurre para la ABI1 con la unión del ABA a su receptor, liberándose una proteína (OST1) que actúa fosforilando y activando la NADPH oxidasa de membrana, incrementando la producción de H_2O_2 (Kepka et al., 2011). EL H_2O_2 también actúa como un segundo mensajero, de modo que puede activar algunas MAPKs que actúan promoviendo el cierre estomático (Jiang et al., 2008).

Como hemos visto, el cierre de los estomas no depende de una sola señal, sino que se establece una red de comunicación por parte de diferentes actores, siendo los más importantes el ABA, la NADPH oxidasa de membrana, el H_2O_2 , y otros como las MAPKs, transportadores de aniones y cationes etc..., que responde de una forma coordinada a estímulos externos y que finalmente van a favorecer que la planta se adapte de la mejor forma posible a situaciones diversas de estrés, reducido cierre estomático así como una reducida producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) comparado con las plantas silvestres. La aplicación exógena de H_2O_2 restauraba el cierre estomático, lo que revelaba una conexión entre la generación de ROS por la NADPH oxidasa y el ABA en el cierre estomático (Kwak et al. 2003).

FISIOLOGÍA DE LAS RESPUESTAS

ESTOMÁTICAS REQUERIMIENTO DEL CO_2

Hasta el momento se ha considerado como se fija el CO_2 atmosférico en ribulosa-1,5-bifosfato formándose 3-fosfoglicerato, y cómo éste se reduce hasta triosas P utilizando el ATP y el reductor NADPH procedentes del transporte fotosintético de electrones. Es el ciclo de Calvin. Puede decirse que el ciclo de Calvin es universal en el sentido de producirse en casi todos los organismos fotosintéticos. La excepción se encuentra en algunas bacterias fotosintéticas anaerobias (*Clostridium thiosulfatophilum* o *Rhodospirillum rubrum*) que fijan CO_2 por un mecanismo alternativo que consiste en la carboxilación reductiva de moléculas de acetato y succinato activadas por su unión a coenzima A.

Este ciclo reductivo de los ácidos carboxílicos es básicamente un ciclo inverso al ciclo de Krebs. Por otra parte también hemos considerado la actividad oxigenasa de la rubisco y el proceso de fotorrespiración a que da lugar en determinadas condiciones.

La cuestión a tratar ahora son las plantas que no fotorrespiran o que lo hacen de forma muy limitada. Son plantas que contienen enzimas rubisco normales pero no realizan fotorrespiración porque desarrollan un mecanismo que concentra CO_2 en el entorno de la rubisco de manera que se suprime la actividad oxigenasa.

Consideraremos dos mecanismos de concentración de CO₂ en plantas vasculares en las que antes de la incorporación y reducción de CO₂ en el ciclo de Calvin, el CO₂ atmosférico se incorpora transitoriamente en otro compuesto. Esta fijación previa de CO₂ actúa como un mecanismo de captación complementario del ciclo de Calvin, y representa una adaptación evolutiva asociada a determinadas condiciones ambientales. Hablaremos por tanto de mecanismo C₄, o plantas C₄ (frecuentes en climas cálidos) (denominación debida a que el primer producto de fijación de CO₂ es un ácido dicarboxílico de 4C), y mecanismo CAM, o plantas CAM (típicas de ambientes Reduca.

CONSERVACIÓN DEL AGUA

Es indispensable para el crecimiento de las plantas, ya que en su presencia ocurren reacciones metabólicas, que participan en los procesos de crecimiento y desarrollo. El crecimiento depende de la existencia de una presión de turgencia; es por esto que un déficit hídrico lo puede retardar e interrumpir por completo. Un exceso de agua puede resultar en condiciones anóxicas que provocan un crecimiento anormal. En una atmósfera saturada de humedad ocurre un desarrollo pobre de las hojas y se retarda la diferenciación de los tejidos.

Las plantas hidrófilas, que viven en el agua tienen una presión osmótica baja y no poseen una presión de turgencia excesiva. Estas plantas desarrollan un parénquima aerífero con amplios espacios intercelulares, las hojas son delgadas y los estomas cuando presentes solamente se observan en la haz foliar.

La gutación, ocurre cuando la planta tiene una absorción mayor de agua y de sales minerales, y la transpiración es mínima, produciendo un desbalance de fluidos. Los iones minerales absorbidos de noche son bombeados al apoplasto que rodea a los elementos del xilema. Esta pérdida de solutos hace que disminuya el potencial de agua en los elementos del xilema, generando un ingreso de agua desde las células circundantes. Al aumentar la presión dentro del xilema el agua es forzada eventualmente a salir a través de los hidátodos foliares.

OTRAS RESPUESTAS

El Concepto de "uso eficiente del agua" incluye cualquier medida que reduzca la cantidad de agua que se utiliza por unidad de cualquier actividad, y que favorezca el mantenimiento o mejoramiento de la calidad de agua.

El 97% del agua del planeta es salada y está en los océanos, los cuales cubren dos tercios de la superficie de la Tierra. El agua dulce sólo es el 3%; y de tal porcentaje, el 2% no es de fácil acceso pues se encuentra en estado sólido, formando capas de hielo y glaciares. Así, el agua que hay en los lagos, ríos y en la humedad atmosférica, en el suelo, en la vegetación y en el subsuelo representa sólo el 1% del total.

CICLO HIDROLÓGICO

Las fuentes de agua se recargan debido a la acción del ciclo hidrológico. Se dice que éste actúa como una bomba gigante que continuamente transfiere agua dulce de los océanos a la tierra y que luego retorna al mar.

En este ciclo de energía solar, el agua se evapora de la superficie terrestre y llega a la atmósfera, de donde cae en forma de lluvia o nieve. Parte de esta precipitación vuelve a evaporarse, mientras que otra parte comienza el viaje de vuelta al mar a través de arroyos, ríos y lagos. Aun otra parte se filtra dentro del suelo y se convierte en humedad del suelo (agua subterránea) o en agua superficial. Las plantas incorporan la humedad del suelo en sus tejidos y la liberan en la atmósfera en el proceso de evapotranspiración. Gran parte del agua subterránea finalmente vuelve a pasar al caudal de las aguas de la superficie, comenzando así de nuevo el ciclo del agua.

DÉFICIT HÍDRICO Y CRECIMIENTO VEGETAL

Como consecuencia de la reducción del contenido hídrico de la planta ésta experimenta cambios en su fisiología. El estrés hídrico afecta a la mayor parte de sus funciones vitales, de forma que no hay, prácticamente, ningún proceso fisiológico que no esté afectado por el déficit hídrico.

Una gran variedad de procesos fisiológicos se ven afectados por el déficit hídrico. En primer lugar un grupo de efectos que se ven afectados inmediatamente, cuando el déficit hídrico todavía no es severo. Estos efectos inmediatos son la pérdida de turgencia celular, reducción de la tasa de expansión celular, disminución de la síntesis de pared celular, reducción de síntesis de proteínas. Conforme el contenido hídrico va disminuyendo se ve el efecto sobre otros mecanismos, por ejemplo, aumento en los niveles de ácido abscísico o el cierre estomacal. Cuando el déficit hídrico es muy pronunciado se produce cavitación de los elementos del xilema, caída de la hoja, acumulación de solutos orgánicos y la marchitez de la planta, entre otros efectos.

DISMINUCIÓN DEL CRECIMIENTO: PROCESOS BIOFÍSICOS

La reducción del crecimiento de la parte aérea de las plantas es un efecto ampliamente descrito del estrés por déficit hídrico. Estos efectos aparecen mucho antes que los promovidos a través de mecanismos bioquímicos, fisiológicos y genéticos. La disminución del crecimiento no se debe a una reducción del metabolismo, sino a una pérdida de turgencia (proceso físico). A medida que va disminuyendo el contenido hídrico de la planta lo hace también el de las propias células, de modo que disminuye el volumen celular y la turgencia de la célula, al igual que incrementa la cantidad de solutos y los daños mecánicos sobre la célula. El estrés hídrico inhibe directamente algún mecanismo de crecimiento celular. No es la reducción de fotoasimilados la causa de la reducción del crecimiento de los tejidos en condiciones de sequía, ya que el umbral de estrés que induce una reducción del crecimiento suele ser anterior al umbral que induce reducciones de la conductancia estomática y la fotosíntesis. La reducción del crecimiento implica la disminución del tamaño y número de hojas, al igual que una reducción en el número de ramas.

Para explicar el proceso de pérdida de turgencia hay que tener en cuenta que el agua se mueve hacia el lugar donde tenga menor potencial hídrico (valores más negativos), por eso las plantas no tienen bombas para mover el agua.

En condiciones normales el agua entra en la célula porque el potencial hídrico interior es más negativo que el exterior. La célula se hincha y la membrana plasmática ejerce una presión de turgencia frente a la pared celular. En situación de déficit hídrico el potencial hídrico del exterior es menor que el del interior, por tanto el agua tiende a salir. En estas circunstancias la presión de turgencia desaparece y la membrana plasmática se despegaba de la pared celular en algunos tramos. La consecuencia de la pérdida de turgencia es la ausencia de crecimiento celular.

La disminución del crecimiento se debe principalmente a la pérdida de turgencia anteriormente mencionada, pero también hay otros factores fisiológicos que afectan negativamente al crecimiento.

SUPERVIVENCIA

Las plantas necesitan ciertas cosas para crecer: luz, CO₂, nutrientes y elementos traza. Esto no debería sorprender. Lo que generalmente no se sabe es que las plantas necesitan estas cosas en proporciones fijas (y desafortunadamente, las proporciones varían con cada tipo de planta). Por ejemplo, si usted tiene abundante luz, CO₂, nutrientes y la mayoría de los elementos traza, pero no lo suficiente de un elemento traza determinado para una planta, el elemento traza deficiente determinará el crecimiento de la planta aunque las otras crezcan bien. Esto explica por qué algunas plantas son "más fáciles" que otras - sus necesidades normalmente son cubiertas por el agua del grifo u otras fuentes casuales. Si las plantas no pueden utilizar todos los nutrientes debido a una escasez de uno o más elementos concretos, el "exceso" de nutrientes y energía luminosa será desperdiciado o será usado por las algas.

LUZ

La luz es muy importante para la fotosíntesis puesto que aporta la energía necesaria para que se desarrollen las reacciones químicas correspondientes. Las plantas usan la energía luminosa principalmente en el espectro azul y rojo, pero un acuario tiene mejor apariencia ante la gente si se usa iluminación de espectro total.

CO₂

Esto es muy importante para el crecimiento de las plantas. Sin cantidades suficientes de CO₂ disuelto, la fotosíntesis no puede tener lugar. La mayoría de los acuarios tendrán algo de CO₂ debido a la respiración de los peces, pero normalmente esto no es suficiente para tener un crecimiento exuberante. Algunas plantas no necesitan mucho CO₂ y otras, como las Cryptocorynes, parece que se encuentran peor con niveles más altos de CO₂.

TOLERANCIA A LA SEQUÍA

La irrigación disminuye el riesgo de sequía y asegura una producción de soja redituable. Sin embargo, la irrigación no es viable para la mayoría de los productores.

Es por eso que se considera a la sequía como el principal factor perjudicial del rendimiento en la producción de soja redituable. Como la sequía siempre ha sido un problema grave e implacable, ¿dónde están todas las variedades resistentes a la sequía? ¿Existe verdaderamente la tolerancia a la sequía? A pesar de que se asignan enormes recursos al mejoramiento genético de la soja, los avances con respecto a la tolerancia a la sequía han sido escasos. Carter et al. (1999) ofrecen varios motivos para explicar porque el progreso ha sido lento en cuanto al mejoramiento genético con respecto a la tolerancia a la sequía. Estos motivos incluyen: 1) el cultivo en medios de alto rendimiento se traduce en un mayor progreso con respecto a variedades mejoradas que el cultivo en medios de bajo rendimiento (es decir, secos). Los datos obtenidos de medios de bajo rendimiento son frecuentemente ignorados porque las diferencias en rendimiento entre líneas no separan adecuadamente las líneas de alto rendimiento de las líneas de bajo rendimiento. Es primordial identificar las líneas con el más alto rendimiento en el cultivo de soja y generalmente se realiza mediante pruebas que examinan dónde se encuentra la humedad óptima y dónde se pueden lograr los rendimientos más altos. 2) La mayoría de las variedades dadas a conocer en los primeros tiempos del cultivo de la soja se seleccionaron para que fueran resistentes a las enfermedades, a los golpes y a otros factores, pero no para que fueran resistentes al estrés abiótico como la sequía. Consecuentemente, se puso poco énfasis en la utilización de germoplasma en los programas de cultivo genético para la tolerancia a la sequía mientras se formaba la base genética. 3) El estudio de la tolerancia a la sequía es de alto riesgo y difícil ya que la sequía es impredecible en cuanto a cuándo y dónde ocurrirá. No se puede progresar demasiado en cuanto a la tolerancia a la sequía sin la capacidad de imponer estrés año tras año. Por lo tanto, un campo con poca capacidad de retención de agua, buena uniformidad del suelo y una probabilidad razonable de sequía todos los años es importante en la selección de genotipos para la tolerancia a la sequía.

RUSTICIDAD

Para otros usos de este término, véase rustico.

La rusticidad de las plantas es un término botánico utilizado para describir su habilidad de sobrevivir a condiciones adversas de crecimiento. Normalmente se limita a debates sobre adversidades climáticas. Así, la capacidad para tolerar frío, calor, sequía, o viento, se consideran típicamente medidas de rusticidad. En latitudes templadas, el término es más frecuentemente usado para describir resistencia al frío, o *rusticidad al frío* y generalmente se mide por las temperaturas más bajas que una planta puede soportar.

La rusticidad de una planta se divide en tres categorías; susceptible, sensible, medio resistente y rústica.

Las plantas varían mucho en su tolerancia a condiciones de crecimiento. La selección o mejoramiento de variedades capaces de soportar particulares formas climáticas es una parte importante de la agronomía (agricultura, horticultura). Las plantas pueden rusticarse, adaptándose a alguna extensión de cambios del clima. Parte del trabajo de los invernáculos consiste en la rusticación de plantas, para prepararlas a condiciones posteriores de crecimiento en el campo.

La rusticidad vegetal se define por su extensión nativa geográfica: longitud, latitud y elevación. Esos atributos se suelen simplificar definiendo la zona de rusticidad.

- ❖ Dar mayor importancia a la utilización del agua durante todo el proceso fisiológico de las plantas tener una mayor importancia en el tema relaciones hídricas al momento de utilizarlo en temas de agricultura
- ❖ Aprendimos a darle una gran importancia el tema de relaciones hídricas ya que es de mucha importancia al momento de relacionarlo con el tema de agricultura y durante todo el proceso fisiológico de la planta
- ❖ El agua tiene una importancia impresionante en el tema del ciclo de vida de los vegetales para todos su proceso fisiológico

RUSTICACIÓN

Es un término botánico utilizado para describir su habilidad de sobrevivir a condiciones adversas de crecimiento. Normalmente se limita a debates sobre adversidades climáticas. Así, la capacidad para tolerar frío, calor, sequía, o viento, se consideran típicamente medidas de rusticidad. En latitudes templadas, el término es más frecuentemente usado para describir resistencia al frío, o *rusticidad al frío* y generalmente se mide por las temperaturas más bajas que una planta puede soportar.

La rusticidad de una planta se divide en tres categorías; susceptible, sensible, medio resistente y rústica.

Las plantas varían mucho en su tolerancia a condiciones de crecimiento. La selección o mejoramiento de variedades capaces de soportar particulares formas climáticas es una parte importante de la agronomía (agricultura, horticultura). Las plantas pueden rusticarse, adaptándose a alguna extensión de cambios del clima. Parte del trabajo de los invernáculos consiste en la rusticación de plantas, para prepararlas a condiciones posteriores de crecimiento en el campo.

La rusticidad vegetal se define por su extensión nativa geográfica: longitud, latitud y elevación. Esos atributos se suelen simplificar definiendo la zona de rusticidad.

EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA

La disponibilidad de agua es el principal factor limitante de la producción agrícola y ganadera en ambientes de clima mediterráneo. Limitación que, ante las previsiones de Cambio Climático Global realizadas por organismo internacionales, serán mucho mayores en los próximos años. En este escenario, la eficiencia en el uso de los recursos hídricos debe ser un aspecto transversal de las políticas públicas que debe, por tanto, ser afrontado desde diversos puntos de vista. En este sentido, uno de los temas claves a considerar es la eficiencia con la que las plantas usan el agua.

SEQUÍA Y FACTORES AMBIENTALES Y MULTIPLES

El deterioro ambiental por las actividades humanas

no es un fenómeno reciente; prácticamente, desde su aparición el hombre ha transformado su medio natural en un intento por apropiarse de los recursos que la naturaleza le brinda. En la actualidad, estos cambios han mostrado un grado de transformación tal, que ponen en peligro la capacidad de equilibrio para el sostenimiento de la vida humana (Ehrlich y Ehrlich, 1991).

Los hidatodos pueden ser de dos tipos:

Pasivos: Aquí estos eliminan agua por ósmosis cuando aumenta la presión radical.

Activos: Aquí son las glándulas que trabajan independientemente de la presión radical.

El agua se mueve como un continuo en el sistema suelo-planta-atmósfera, el que es controlado en la interface entre las hojas y la atmósfera. Así, los cambios en la disponibilidad de agua de la planta generan una respuesta a nivel foliar. La respuesta puede ser medida a través de parámetros fisiológicos como el potencial hídrico, la conductancia estomática y la diferencia de temperatura conoial-aire. Estos parámetros, que permiten hacer un seguimiento del estado hídrico de la planta muestran una gran variabilidad de acuerdo a las condiciones ambientales. En el último tiempo se han desarrollado técnicas capaces de integrar la respuesta de las plantas en un período de tiempo. Estas técnicas se basan en la determinación de la composición isotópica de ^{13}C y ^{18}O de los tejidos. Ellas permiten inferir el origen del agua, el tipo de metabolismo de las plantas, la tasa fotosintética, la eficiencia de transpiración y permiten determinar si cambios en la eficiencia de transpiración se deben a cambios en transpiración y/o a cambios en carboxilación. Además, al integrar respuestas en un período de tiempo, se detectan cambios pequeños, que las observaciones puntuales difícilmente podrían mostrar. Los parámetros pueden usarse en selección indirecta de genotipos de trigo de alto rendimiento potencial y de alto rendimiento bajo sequía. Recientemente nuestro Laboratorio los está utilizando con éxito en el estudio de la respuesta de *Prosopis tamarugo* al descenso del nivel freático en el norte de nuestro país.

Todo cultivo requiere de un volumen determinado de agua para crecer, desarrollarse y producir, pero no toda el agua que se aplica en un riego, o que es aportada por las lluvias, es utilizada por ellos. Para lograr el máximo aprovechamiento del agua es esencial conocer algunos factores ambientales, como el suelo y el clima, donde la planta se desarrolla.

Existen las llamadas necesidades netas y las necesidades brutas de los cultivos.

Las necesidades netas se relacionan con la cantidad de agua usada por la planta, en transpiración y crecimiento, además de aquella evaporada directamente desde el suelo adyacente, incluidas el agua de rocío y de lluvia. Se expresa normalmente en mm por día o por mes.

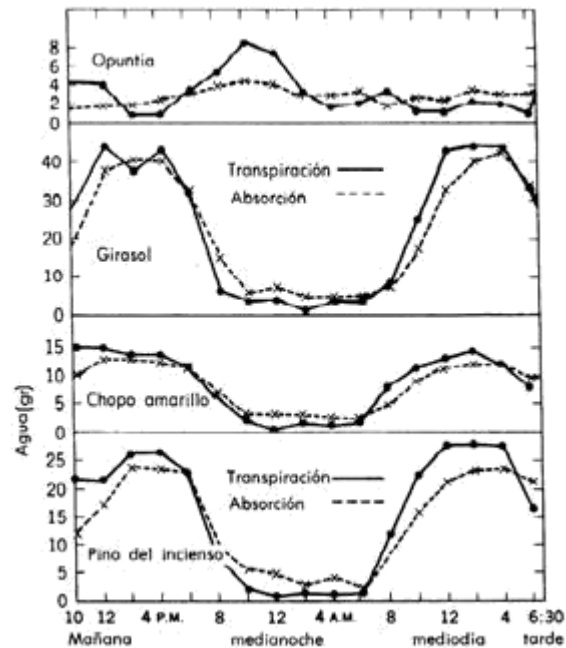
También se puede expresar en m³ por superficie. Las necesidades netas de un cultivo dependen de la localidad y del largo del período vegetativo del cultivo. Por ejemplo, en maíz puede variar desde 5.171 m³ en un cultivo de 110 días, en la zona de Melipilla, hasta 9.008 m³ en un maíz de 180 días, en Santiago. Asimismo las necesidades varían de acuerdo a las etapas fenológicas del cultivo, por ejemplo, el duraznero en la fase de división celular.

BALANCE HÍDRICO DE LA PLANTA

El balance hídrico de la planta como indicativo de su estatus hídrico, depende de la velocidad relativa con que se absorbe agua por la raíz y se pierde por transpiración; los dos procesos están acoplados por las columnas de savia del xilema, pero no siempre operan sincrónicamente debido a la capacitancia, factor de almacenamiento de agua generado en las células del parénquima de hojas tallos y raíces.

En general, en la mañana la absorción de agua se retrasa de la transpiración y este evento resulta en pérdida de turgor y marchitamiento hacia el medio estatus de agua no puede predecirse a partir de las medidas de humedad del suelo, sino que debe ser medido directamente sobre la planta.

Fig. 61.- Retraso de la absorción con respecto a la transpiración en un día cálido de verano, en plantas de cuatro especies. Las plantas se fijaron a la base de recipientes autoirrigados por un sistema, que permitió medir la pérdida y la absorción de agua. En *Opuntia*, especie MAC, la máxima transpiración ocurre al final de la tarde. La transpiración del girasol, desciende hacia el medio día, posiblemente por déficit temporal de agua y cierre parcial de estomas (De Kramer, 1969).



EL CONTINUÓ SUELO-PLANTA-ATMÓSFERA Y SU ANALOGÍA CON LA LEY DE OHM

El agua siempre se mueve hacia las regiones con menor potencial hídrico o energía libre.

Figura 62.- rutas del agua. Sin incluir la señalización descrita en la regulación estomática.



Entre los mecanismos de transporte que permiten el movimiento del agua desde el suelo, a través de la planta hacia la atmósfera se incluye el flujo masivo del agua a través del xilema, manejado por gradientes de presión, la difusión de la fase gaseosa a través de los espacios aéreos del parénquima foliar hacia la atmósfera, impulsada por diferencias de concentración del vapor

de agua y transporte de agua a través de las membranas cuando las células absorben agua y cuando las raíces la transportan desde el suelo hasta el xilema, en este caso el movimiento es manejado por diferencias de potencial hídrico.

El concepto del continuo suelo-planta-atmósfera (SPAC), enfatiza en las interrelaciones entre los factores del suelo, la planta y la atmósfera que determinan el estatus hídrico de la planta. La ecuación del flujo de agua a través del SPAC, es similar a la del flujo de electricidad a través de un sistema conductor y generalmente se nombra en analogía con la ley de Ohm.

El modelo permite analizar la forma en que varios factores afectan el flujo de agua a través del SPAC; es sencillo porque asume un flujo de estado constante y una resistencia también constante, pero estas condiciones raramente se presentan.

La planta absorbe el agua desde suelo por sus raíces. Ambos, suelo y planta, están sometidos a los efectos de la lluvia, el sol y viento, que generan un mayor o menor grado de evaporación desde el suelo y transpiración de las plantas. Este proceso se conoce como evapotranspiración.

Sistema de raíces

Las raíces absorben agua del suelo, que luego es llevada a través de la planta. Gran parte del agua se recoge a través de los filamentos de las raíces, que son pequeñas raicillas que penetran en el suelo alrededor de las raíces y aumentan el área de la superficie de la raíz. El agua es un disolvente que mueve minerales del suelo a través de la planta. Cuando el suelo se seca, el crecimiento de las raíces disminuye. Si el suelo está saturado con agua, las raíces podrían ahogarse.

Fotosíntesis

El agua se utiliza para los procesos químicos y bioquímicos que apoyan el metabolismo de la planta. La planta utiliza la luz del sol para dividir el agua en hidrógeno y oxígeno. El hidrógeno luego utiliza dióxido de carbono en el aire para hacer azúcar. El oxígeno se desecha a la atmósfera como vapor de agua.

Las plantas utilizan el oxígeno para quemar el azúcar y producir energía para los procesos vitales. El único propósito de las hojas es recoger la luz y hacer azúcar. Las hojas sacan agua de las raíces y el aire entra en las hojas a través de pequeños orificios llamados estomas.

Los estomas abiertos no sólo dejan entrar el aire, sino también hacen que la planta pierda agua por evaporación. Sin estos agujeros cerca para conservar el agua, la fotosíntesis y la producción de azúcar se detendrían.

Crecimiento

La división celular y la expansión de las células son las dos formas en que crecen las plantas. Las células crecen tomando agua. La división celular crea células adicionales, mientras que la expansión de células crea un aumento en el tamaño de la célula. Si el agua está limitada durante períodos de crecimiento, el tamaño final de las células disminuirá, lo que conduce a menos hojas y de menor tamaño, frutas más pequeñas, con tallos más cortos y gruesos y un sistema radicular más pequeño. La falta de agua resulta en plantas más pequeñas y débiles. Para las plantas frutales, un momento crítico es después de la floración, cuando el fruto comienza a crecer. Las frutas, los brotes y las hojas nuevas requieren mucha agua y casi todo el azúcar que las hojas producen. La falta de agua reduce el crecimiento de nuevos brotes y hojas, lo que significa menos azúcar disponible para el crecimiento del fruto. El crecimiento del sistema radicular se ralentiza, lo que podría necesitar un mayor riego para mantener las raíces húmedas.

Marchitez

Las plantas bien regadas mantienen su forma a causa de la presión interna del agua en las células, llamada presión de turgencia. Cuando no hay suficiente agua, la presión disminuye y hace que la planta se marchite. Esta presión es también esencial para la expansión de las células vegetales, que conduce al crecimiento de las plantas.

Estrés hídrico

El agua regula la apertura y cierre de los estomas, que a su vez regula la transpiración y la fotosíntesis. Si hay muy poca agua disponible para el sistema de raíces, la planta reducirá la cantidad de agua perdida por transpiración. Esto hace que la fotosíntesis se reduzca debido a que es necesario que el dióxido de carbono entre en la planta a través de los estomas. Una disminución en el resultado de la fotosíntesis resulta en la disminución de los rendimientos de los cultivos.

FACTORES QUE AFECTAN LAS TASAS DE TRANSPIRACIÓN

Factores de la Planta.- Los factores asociados a las plantas ayudan a controlar las tasas de transpiración al oponer resistencia al movimiento del agua fuera de la planta.

Estomas.- Los estomas son pequeños poros en las hojas que permiten la salida de agua y la entrada de bióxido de carbono. Unas células especiales llamadas células guardan u oclusivas controlan la apertura o cierre de cada uno de estos poros. Cuando los estomas están abiertos, las tasas de transpiración aumentan; cuando están cerrados, la transpiración disminuye.

- ❖ Los estomas son el único mecanismo de las plantas para controlar las tasas de transpiración en el corto plazo.
- ❖ El aparato estomático está compuesto de dos **células oclusivas** que rodean el poro u **ostíolo**, dos o más células subsidiarias y una cavidad

subestomática. La estructura precisa del aparato estomático puede variar considerablemente de una especie a otra, pero **los cambios en el tamaño del poro se deben a cambios en la presión de turgencia entre las células oclusivas y las células acompañantes; un aumento de volumen de las células oclusivas o una disminución de volumen de las células acompañantes resulta en la apertura estomática.** Una característica distintiva de las células oclusivas es que están engrosadas y pueden tener hasta 5mm de espesor, en contraste con una célula epidérmica típica que tiene 1 a 2 μm . **La pared cóncava que bordea el poro es engrosada, mientras que la pared dorsal, que limita con las células epidérmicas es delgada.** La disposición de las microfibrillas de celulosa, que refuerzan la pared celular, determinan la forma de la célula, y juegan un papel importante en la apertura y cierre del poro estomático. Las células oclusivas de forma arriñonada, tienen **microfibrillas de celulosa** que se extienden radialmente hacia fuera desde el poro en forma de abanico, esto se llama micelación radial. Cuando la célula oclusiva absorbe agua aumenta su longitud, especialmente a lo largo de la pared dorsal, que produce el hinchamiento hacia fuera. Las microfibrillas tiran (halan) la pared interna que bordea el poro con ellas, lo que produce la apertura del estoma.

**Abren el estoma cuando están turgentes y
Cierra el estoma cuando pierden turgencia.**

Control de la apertura y cierre estomático:

Los estomas responden rápidamente a una iluminación con **luz azul**, la cual está localizada en la célula oclusivas. La luz es la señal ambiental que controla el movimiento de los estomas de las hojas de plantas bien irrigadas, que crecen en un ambiente natural. El estoma se abre cuando la intensidad de la luz aumenta y se cierra cuando disminuye. La apertura estomática y la fotosíntesis muestran paralelismo, responden a las radiaciones de longitud de onda de 400 - 700 nm. Los cloroplastos de las células oclusivas se hinchan cuando se iluminan con luz azul, indicando que la luz azul ejerce su estímulo en el interior de la célula oclusiva. La luz estimula la absorción de iones y la acumulación de solutos orgánicos, lo que disminuye el potencial osmótico (aumenta la presión osmótica). Esto resulta en el flujo de agua hacia dentro, lo que produce un aumento de la presión de turgencia y la apertura del estoma.

❖ La apertura estomática está asociada a la acumulación de potasio K^+ y el cierre a la disminución de sacarosa. ¡La necesidad de una fase osmóticamente regulada mediante una variación del contenido de potasio y sacarosa no está muy clara! El ión potasio aumenta con la salida del sol. Los solutos osmóticamente activos que se presentan en las células oclusivas se originan de la siguiente forma:

1. La acumulación de K^+ y Cl^- acoplada a la biosíntesis de malato $^{2-}$.
2. La producción de sacarosa mediante la hidrólisis de almidón.
3. La producción de sacarosa mediante fijación de CO_2 en los cloroplastos de las células oclusivas.
4. La acumulación de sacarosa intracelular generada por fotosíntesis de las células del mesófilo.

- ❖ Durante el proceso de apertura estomática opera en la membrana de la célula oclusiva una proteína **ATP-asa** que bombea protones H^+ hacia la parte externa, o espacio intracelular que rodea la célula oclusiva lo que genera un gradiente de potencial electroquímico que actúa como fuerza motora para la acumulación de iones. Esto provoca la entrada de iones K^+ y Cl^- y la formación en la vacuola del anión orgánico malato $^{2-}$.
- ❖ El ion Cl^- se acumula en la célula oclusiva durante la apertura estomática y se expulsa con el cierre del estoma. El anión orgánico malato $^{2-}$ disminuye durante el cierre del estoma. El cierre del estoma hacia el atardecer va acompañado con una disminución de sacarosa.
- ❖ **La acumulación de solutos osmoticamente activos en las células oclusivas provoca la acumulación de agua, un aumento en la presión de turgencia y finalmente la apertura del estoma.**
- ❖ La sustancia receptora de la luz azul en la célula oclusiva es un carotenoide cloroplástico, llamado **zeaxantina**.

OTROS FACTORES QUE AFECTAN LA APERTURA Y CIERRE ESTOMÁTICO

- ❖ La apertura y cierre estomático varía con un ritmo circadiano (día / noche). La luz normalmente induce, a través de una elevación del potencial hídrico la apertura estomática.
- ❖ La apertura estomática ocurre cuando disminuye la concentración de CO_2 en la célula oclusiva como resultado de la fotosíntesis, mientras que se cierra al aumentar esta concentración, inclusive en presencia de luz. Las células oclusivas son muy sensibles al estrés hídrico.
- ❖ Una pérdida localizada de la turgencia produce plasmólisis de las células oclusivas y un cierre del estoma.

El ácido abscísico (ABA) también regula el intercambio de gas y vapor de agua entre las hojas y la atmósfera mediante sus efectos sobre las células oclusivas de los estomas. Determina que los estomas se cierren y evita también su apertura que normalmente causa la luz. Ambos procesos involucran canales iónicos en la membrana plasmática de las células oclusivas. La primera respuesta de las células oclusivas al ácido abscísico es la apertura de los canales del Ca^{+} y la entrada de calcio en la célula. Este calcio determina que la vacuola de la célula también libere calcio. El aumento de la concentración de calcio conduce a una cadena de acontecimientos que determinan la apertura de los canales del potasio y la liberación de K^+ / Cl^- / malato $^{2-}$ y de agua, y el cierre de los estomas a medida que las células oclusivas se aflojan y colapsan juntas.

La toxina fusicoccina, producida por el hongo *Fusicoccum amygdali* provoca la apertura de los estomas y por lo tanto el marchitamiento. Esta toxina probablemente actúa activando la bomba de protones y la penetración de K^+ . Una fitotoxina de *Bipolaris maydis* causa parálisis estomática.

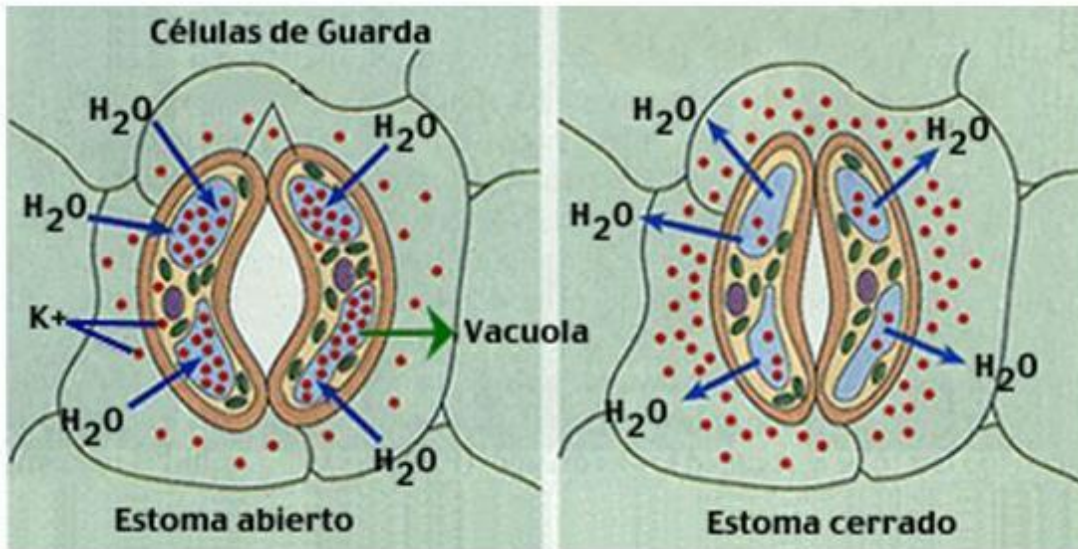


Figura 63.- Rutas del agua ante la apertura y cierre estomática.

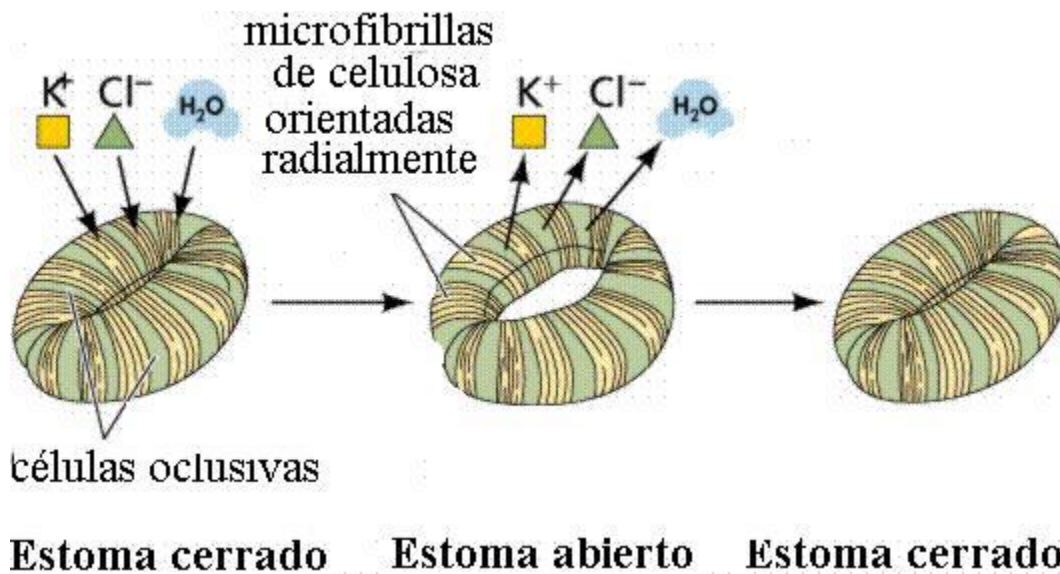


Figura 64.- Aspectos de los estomas ante la entrada y salida de K^+ , Cl^- y H_2O .

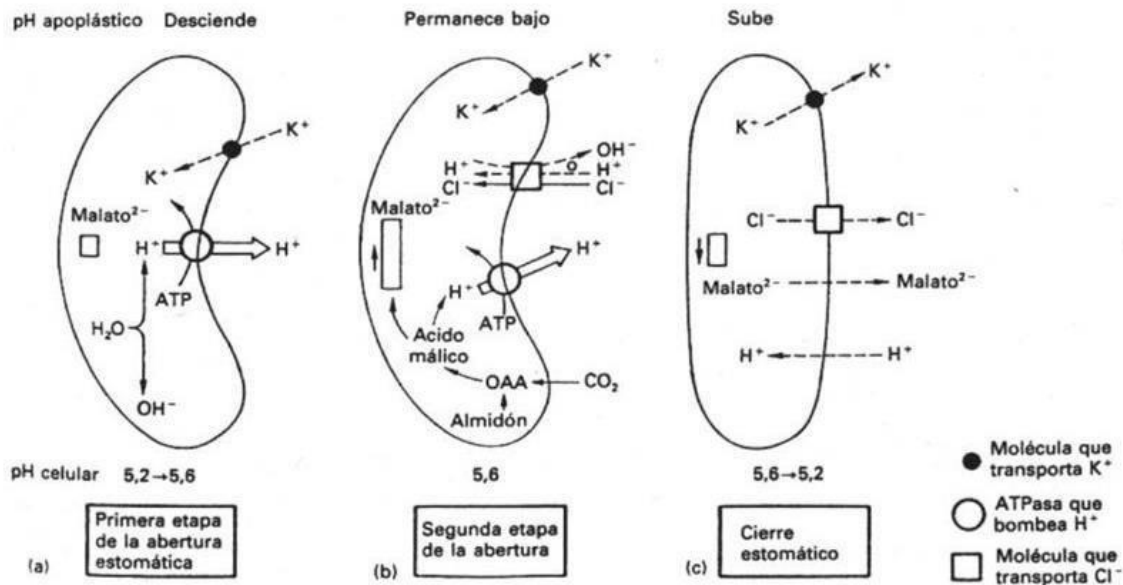


Figura 65.- Rutas de señalización descritas en la regulación de apertura y cierre estomático.

<https://www.google.com/search?q=Estomas+y+mecanismo+de+cierre+y+apertura&client>

Cutícula- La cutícula es la capa cerosa presente en todos los órganos aéreos de las plantas y sirve como una barrera al movimiento del agua fuera de las hojas. Debido a que la cutícula está formada de cera, es altamente hidrofóbica (repelente al agua); por lo tanto, el agua no se mueve fácilmente a través de ella. Entre más gruesa sea la cutícula, menor será la transpiración. El grosor de la cutícula varía ampliamente entre las especies de plantas. En general, las plantas de climas secos y cálidos presentan cutículas más gruesas que las plantas de climas húmedos y fríos. Además, las hojas que se desarrollan bajo la luz solar directa tendrán cutículas más gruesas que las hojas que se desarrollan bajo condiciones de sombra.

- ❖ Las hojas expuestas a la luz tienen cutículas más gruesas que las hojas sombreadas y presentan menores tasas de transpiración.

Factores Ambientales- Algunas condiciones ambientales conforman la fuerza motriz para el movimiento del agua fuera de la planta. Otros alteran la capacidad de las plantas para controlar la pérdida de agua.

Humedad relativa- La humedad relativa (HR) es la cantidad de vapor de agua presente en el aire comparada con la cantidad que el aire podría potencialmente retener a una temperatura determinada. El aire en los espacios intercelulares de una hoja hidratada podría tener una HR cercana al 100%, como la que tendría la atmósfera en un día lluvioso. Cualquier reducción en el agua contenida en la atmósfera crea un gradiente para que el agua se mueva de las hojas a la atmósfera. A menor HR, menor contenido de humedad en la atmósfera y por lo tanto una mayor fuerza motriz para la transpiración. Cuando

la HR es alta, la atmósfera contiene más humedad, lo que reduce la fuerza motriz para la transpiración.

Temperatura-La temperatura influye considerablemente sobre la magnitud de la fuerza motriz para el movimiento del agua fuera de la planta, más que tener un efecto directo sobre los estomas. Conforme la temperatura sube, la capacidad del aire para retener humedad se incrementa de forma considerable. La cantidad de agua no cambia, pero si la capacidad del aire para retenerla. Debido a que el aire caliente puede retener más cantidad de agua, su HR es menor y es un aire 'más seco'. En el caso opuesto, ya que el aire frío tiene una menor capacidad de retención de humedad, su HR es mayor y es por lo tanto un aire 'más húmedo'.

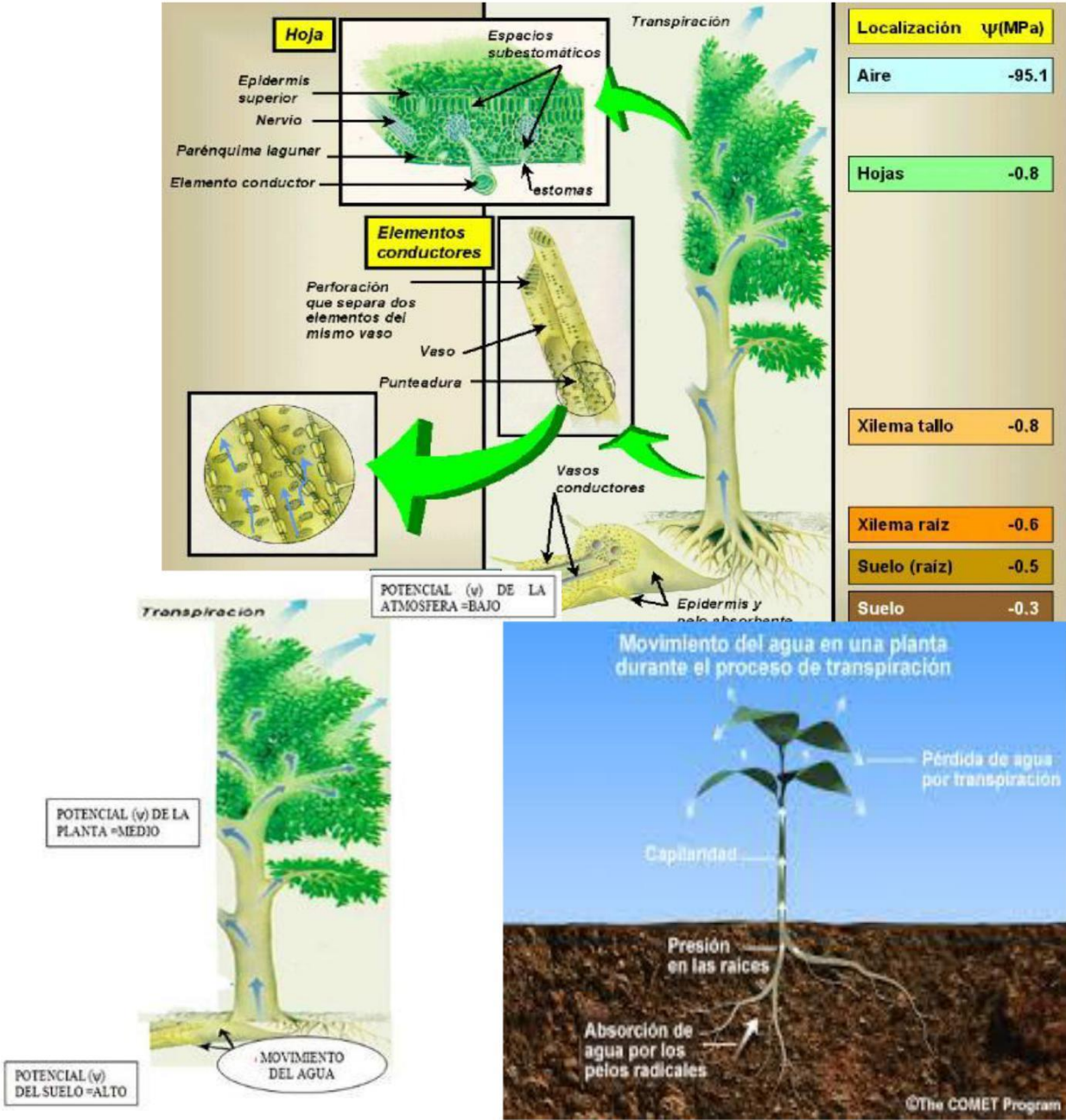
- ❖ El aire caliente retiene más agua y crea una mayor fuerza motriz para impulsar el movimiento del agua fuera de la planta, incrementando las tasas de transpiración.

Humedad del suelo- El suelo es la fuente de agua para la transpiración de las plantas. Con un adecuado contenido de humedad en el suelo, las plantas por lo regular muestran mayores tasas transpiratorias, ya que el suelo abastece el agua

Luz-La luz promueve la apertura de estomas para que los procesos fotosintéticos dependientes de la luz puedan ocurrir. En la mayoría de las plantas, los estomas cierran en la oscuridad; sin embargo, los bajos niveles de luminosidad al amanecer pueden inducir la apertura de los estomas para que el bióxido de carbono está disponible para la fotosíntesis tan pronto como la luz del sol alcanza las hojas de las plantas. Los estomas son especialmente sensitivos a la luz azul, predominante al amanecer.

- ❖ Niveles de luminosidad de una milésima parte de la luz solar pueden inducir la apertura de los estomas.

Viento- El viento puede modificar las tasas de transpiración de las plantas removiendo la capa límite, la capa de aire inmóvil que rodea a las hojas. Al reducir la capa límite, el viento incrementa la salida de agua de las hojas ya que la ruta para que ésta alcance la atmósfera se acorta.



Figuras 66.- Rutas del agua en la planta

TRANSPORTE DE SUSTANCIAS ORGÁNICAS

Introducción, Estructura del floema, morfología del sistema conductor, Composición química del jugo floemático. Caracterización del transporte. Factores que influyen sobre el transporte. Mecanismos de transporte por el floema.

INTRODUCCIÓN

Las plantas fabrican sustancias orgánicas en las hojas y sólo si se encuentran expuestas a la luz. La fabricación de materia orgánica se denomina fotosíntesis. Este proceso necesita:

- *Sustancias inorgánicas*: son el CO₂, el agua y las sales minerales.
- *Órganos fotosintéticos*: como las hojas. Sus células están provistas de cloroplastos que contienen clorofila, que da el color verde a las plantas.

Trata de la naturaleza de las sustancias transportadas y de los elementos constitutivos del floema, de los mecanismos que permiten el movimiento de nutrientes a través de los tubos cribosos, así como de los mecanismos de carga y descarga en órganos fuente y sumidero.

El desarrollo del floema comienza a prosperar en el S. XIX, y se basa fundamentalmente en la técnica de anillamiento de la corteza para observar lo que sucedía. Los elementos situados por debajo presentaban déficit de crecimiento pero los de arriba no. Esta técnica fue muy útil para el estudio del floema, y fue utilizada por STEPHEN HALES, pero también ayudo a los demás investigadores a razonar sus conclusiones.

Nageli (1858) sugiere que la sabia elaborada se transporta por el floema, phloios=corteza (el floema esta por fuera).

Mason Y Maskell (1928) descortezamiento y análisis de azúcares, oscilaciones diurnas; concluye que el floema es el tejido transportador de azúcares.

Curtis (1935) demuestra la existencia de transporte ascendente-descendente

Harting (1837) descubridor de los tubos cribosos y de la exudación del xilema y floema. Descortezamiento anular. Técnica desarrollada por S Hales en 1727.

ESTRUCTURA DEL FLOEMA

El floema es un tejido complejo, tanto morfológica como fisiológicamente. Sus componentes básicos son los elementos cribosos que pueden ser de dos tipos: