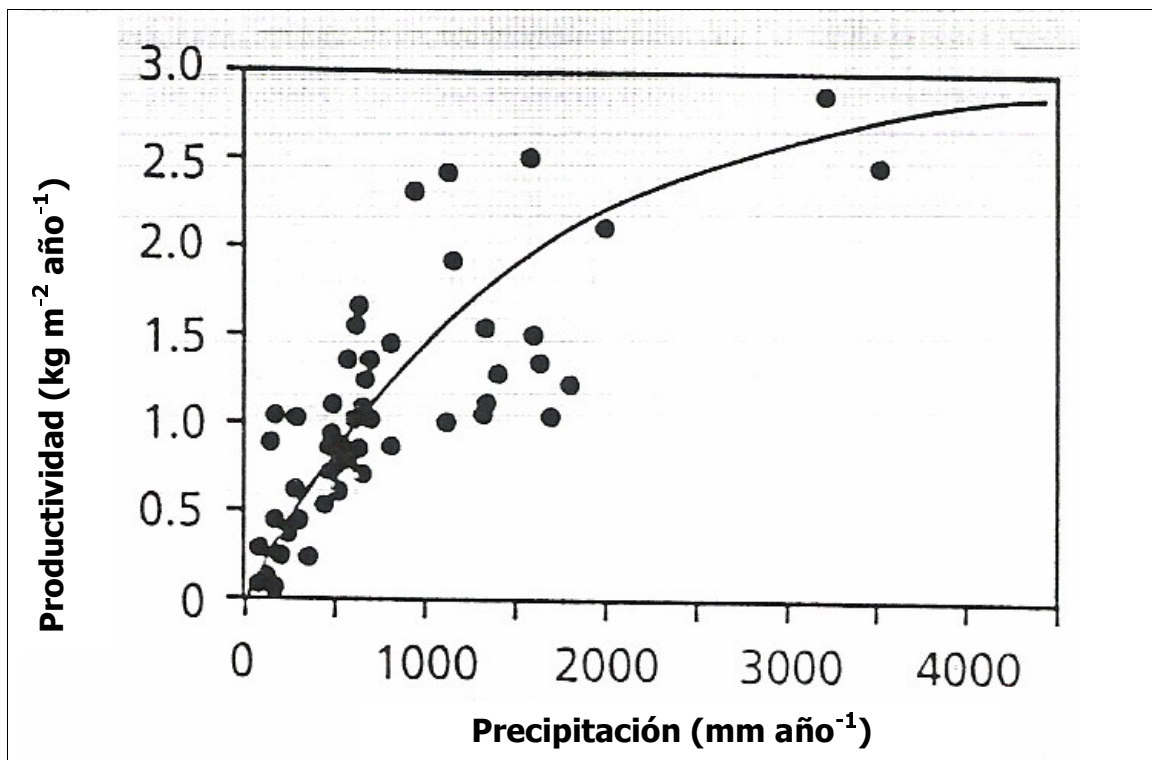


## RELACIONES HÍDRICAS EN LAS PLANTAS

4.1.- Introducción. 4.2.-Funciones del agua en las plantas. 4.3.- Estado hídrico de la planta. 4.4.- Potencial del agua y sus componentes. 4.5.- Medida del potencial del agua y sus componentes.

### 4.1.- Introducción

Independientemente de que la molécula de agua sea la más abundante sobre la superficie terrestre, es su disponibilidad el factor que más limita la producción vegetal a escala global. La escasez de agua limita la productividad de la mayoría de los ecosistemas naturales, particularmente en los climas secos donde su disponibilidad es menor (Figura 1).



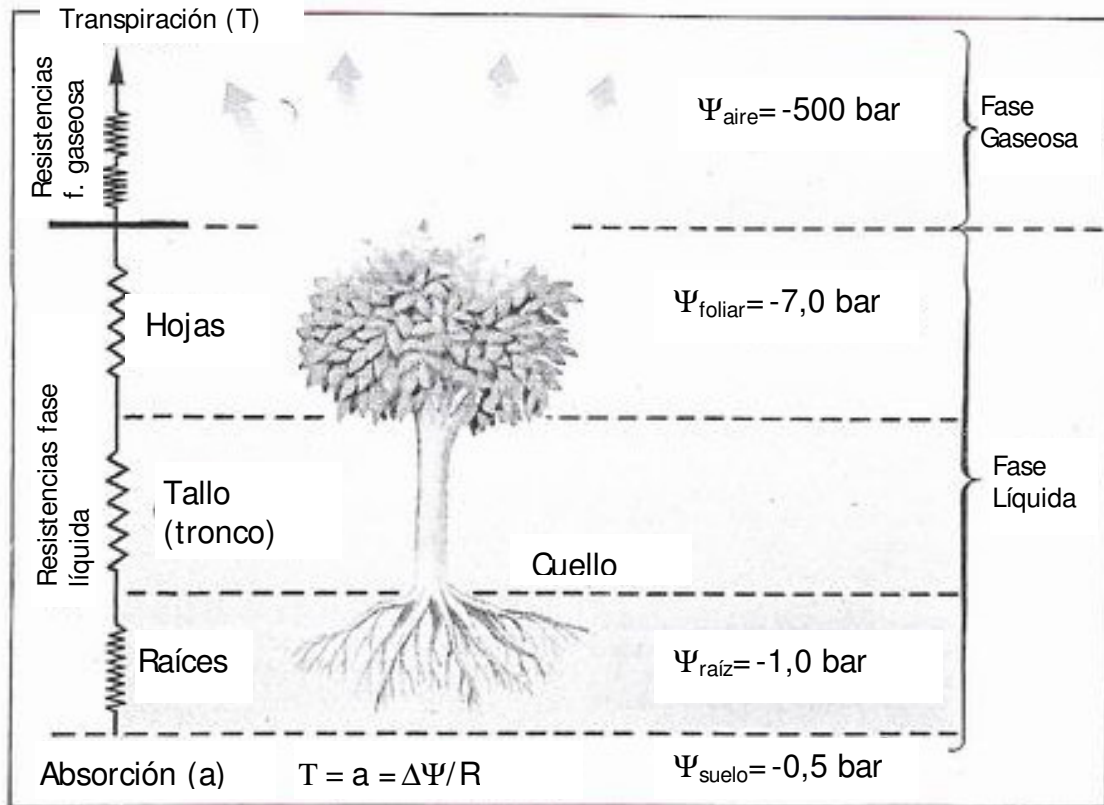
**Figura 1.** Correlación entre la producción primaria neta y la precipitación para la generalidad de los ecosistemas del mundo (Lieth 1975)

Además, las pérdidas de producción debidas al estrés hídrico exceden a las originadas por la acción conjunta de los restantes factores bióticos y ambientales.

Los efectos de la temperatura son, al menos en parte, manifestados a través de las relaciones hídricas, ya que las tasas de evaporación y transpiración están correlacionadas con la temperatura.

De cara a explicar los patrones naturales de productividad, o bien con el objetivo de incrementar la productividad agrícola es fundamental entender los efectos de un suministro hídrico inadecuado sobre las relaciones hídricas y sus consecuencias para el crecimiento de las plantas.

En el sistema hidrodinámico suelo-planta-atmósfera, la planta representa a su vez un sistema intermedio situado entre una diferencia de potencial hídrico entre el suelo y la atmósfera (Figura 2).



**Figura 2.** La transpiración es la fuerza que causa el ascenso de la savia desde las raíces hasta las hojas

## 4.2.-Funciones del agua en las plantas

La importancia del agua para las plantas es clara si se tiene en cuenta su abundancia y las funciones fisiológicas que desempeña.

Estas funciones son: constituyente, disolvente, de mantenimiento de la turgencia celular, de refrigeración y reactivo.

- El agua constituye del orden del 80 al 95% del peso fresco de la mayor parte de las plantas herbáceas y más del 50% en las leñosas (Tabla 1).
- El agua actúa como disolvente para la mayor parte de los solutos almacenados en las células de modo que éstos pueden moverse por difusión o flujo de masa de una parte a otra de la planta. El agua es el principal medio para el transporte de metabolitos orgánicos a través de las células (e.g. azúcares, aminoácidos, proteínas), los que son críticos para el metabolismo y la vida de las plantas.
- A diferencia de los animales vertebrados las plantas carecen de un esqueleto bien desarrollado, lo que las hace dependientes del agua. Así el agua les permite mantener la turgencia celular y con ello la expansión celular la que a su vez es necesaria para el

**crecimiento y erguimiento de las plantas herbáceas. Cuando las plantas pierden la turgencia celular pierden su capacidad para realizar funciones fisiológicas tales como la expansión celular y la fotosíntesis.**

- **Al evaporarse el agua en las hojas se consume una gran parte de la energía solar incidente, lo que evita que estas se calienten excesivamente (función refrigeradora).**
- **Interviene en las reacciones químicas de la fotosíntesis y otros procesos metabólicos tales como la hidrólisis del almidón en azúcares sencillos por la acción de las amilasas.**

**Tabla 1.** Contenido de agua de varios tejidos (% sobre peso fresco)

<b>Tejido</b>	<b>Planta</b>	<b>% Agua</b>
Raíces	Zanahoria (parte comestible)	88
	Girasol	71
Tallos	Girasol (de 2 meses)	88
	Pino	50-60
Hojas	Lechuga	95
	Girasol (de 2 meses)	81
	Col	86
	Maíz	77
Frutos	Tomate	94
	Manzana	84
Semillas	Maíz (seco)	11
	Cacahuete	5

***Principales propiedades que hacen del agua un compuesto excepcional, en cuanto a las plantas se refiere.***

- **Las fuerzas de cohesión y adhesión que están estrechamente relacionadas con los procesos de ascenso del agua en la planta por el xilema (transporte del agua).**
- **Su incompresibilidad (facilita el ascenso capilar también).**
- **Su alto calor específico, superior a cualquier otro líquido o sólido. El agua tiene por definición un calor específico de**

1, el cual no cambia prácticamente al cambiar la temperatura (1 cal/g °C ó 4,184 J/g °C).

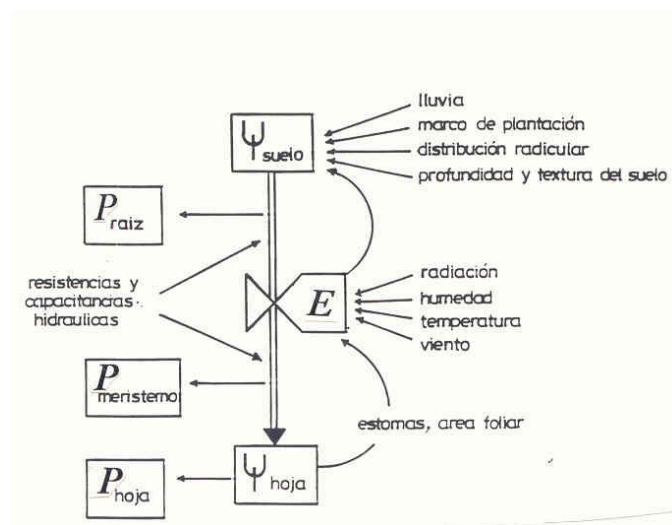
- Su alto calor latente de vaporización ( $\approx 540$  cal/g a  $100^\circ\text{C}$ ).
- Su alto calor latente de fusión ( $\approx 80$  cal/g).
- La gran constante dieléctrica la hace un buen disolvente para las sales.

Todas estas propiedades del agua están relacionadas con el carácter polar de su molécula.

### 4.3.- Estado hídrico de la planta

El estado hídrico de una planta viene determinado por una serie de factores ambientales y fisiológicos que de forma esquemática están representados en la figura 3.

- ✓ El potencial del agua en el suelo ( $\Psi_t$ ) y por tanto todos los factores involucrados en su nivel, tales como: la lluvia, agua de riego, extracción del agua por el cultivo, propiedades hidrofísicas del suelo, etc.
- ✓ Tasa de evapotranspiración donde existe toda una serie de factores ambientales y fisiológicos implicados (área foliar y exposición, arquitectura de la planta, nivel de conductancia estomática, etc.)
- ✓ Conductancias hidráulicas en raíz, tallo y hojas. Este parámetro depende de las características físico-químicas de los tejidos vegetales e influye en la velocidad de transporte.
- ✓ Del estado de turgencia, que a su vez se puede ver modificado por ajuste osmótico o elástico.



**Figura 3.** Diagrama de los factores que controlan el estado hídrico de la planta ( $\Psi$  = potencial hídrico, P = turgencia y E = evaporación). Adaptado de Jones (1990).

El concepto de estado hídrico es ambiguo pero útil y se emplea de manera relativa. En general se usa para dar idea cualitativa del contenido relativo de agua y para describir la turgencia o marchitamiento de la planta.

Uno de los primeros conceptos cuantitativos que se empleó y que aún se emplea para describir el estado hídrico de la planta es el contenido relativo de agua, éste viene dado por:

$$CRA = \frac{\text{Peso fresco} - \text{Peso seco}}{\text{Peso máx turgencia} - \text{Peso seco}} \times 100$$

#### 4.4.- Potencial del agua y sus componentes

Alrededor de 1960 se introdujo el concepto de potencial de agua para dar una base más física al estudio del agua en el suelo y en la planta.

El término de potencial hídrico, como medida termodinámica de la energía del agua en la planta, es similar al empleado para el agua del suelo. De este modo, su empleo en la determinación del momento de riego 'a priori' parece más ventajoso al utilizar la propia planta como detector de la intensidad de estrés hídrico. Sin embargo, numerosas especies pueden mantener el contenido hídrico de sus hojas y ramas a un nivel relativamente estable en condiciones climáticas y de contenido de humedad del suelo variables.

El potencial hídrico de modo similar a lo visto para el suelo hace referencia a su estado energético, y viene dado por la suma de las siguientes componentes:

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

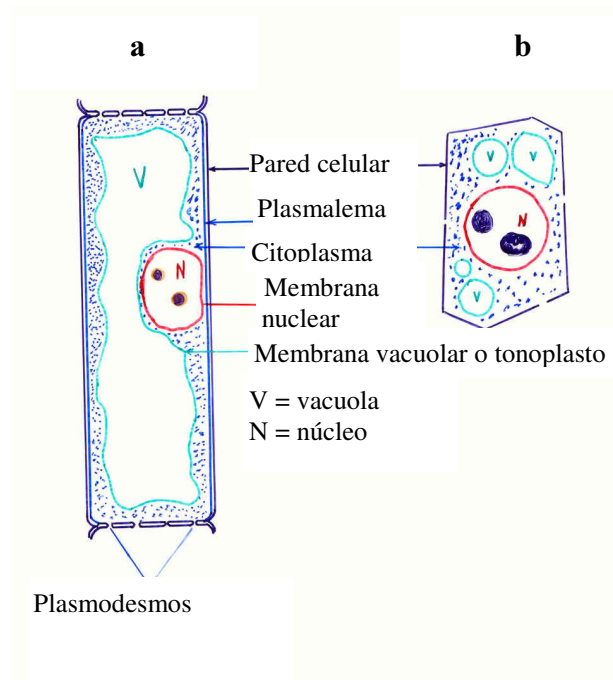
$\Psi_o$  = potencial osmótico, negativo, es debido a los solutos disueltos en el jugo celular, principalmente en las vacuolas.

$\Psi_p$  = potencial de presión, positivo, debido a la presión producida como consecuencia de la difusión del agua al protoplasto encerrado en paredes celulares resistentes a la expansión.

$\Psi_m$  = potencial matricial, se refiere al agua retenida en las microcapilaridades o enlazada a las superficies de las paredes celulares u otros componentes celulares. Es poco importante, y su estudio se suele omitir en estudios de relaciones hídricas.

$\Psi_g$  = potencial gravitatorio, debido a la altura del agua en la planta (sólo relevante en árboles de gran altura).

En el interior de la planta, el movimiento del agua y el balance hídrico vienen determinados por las relaciones hídricas a nivel celular. La figura 4 recoge a grandes rasgos la estructura celular.



**Figura 4.** Estructura celular: a) célula vegetal adulta (parenquimática) y b) célula vegetal joven (meristemática).

**Las células vivas de las plantas constan de un protoplasto rodeado de una pared celular, ésta limita los cambios de volumen, lo que hace se desarrolle una presión de turgencia en su interior, necesaria para mantener la forma de los tallos y demás estructuras de las plantas.**

**En las células adultas el protoplasto está formado por grandes vacuolas centrales llenas de agua en donde se disuelven diferentes moléculas orgánicas e inorgánicas. Esta acumulación de solutos varía enormemente, produciendo potenciales osmóticos que oscilan entre -1,0 y -3,0 MPa y en ocasiones inferiores a -3,0 MPa. Por ello, se dice que el agua vacuolar está retenida principalmente por fuerzas osmóticas, que a su vez contribuyen a la existencia de la presión de turgencia, tan necesaria para el alargamiento celular.**

**En las células parenquimáticas adultas de las hojas, tallos o raíces, del 50 al 80% del agua presente está en las vacuolas, el porcentaje restante se encuentra repartido entre el citoplasma y las paredes celulares.**

**En una célula vegetal en equilibrio hídrico, el potencial de agua en todas sus partes es el mismo, si bien los componentes del potencial pueden variar.**

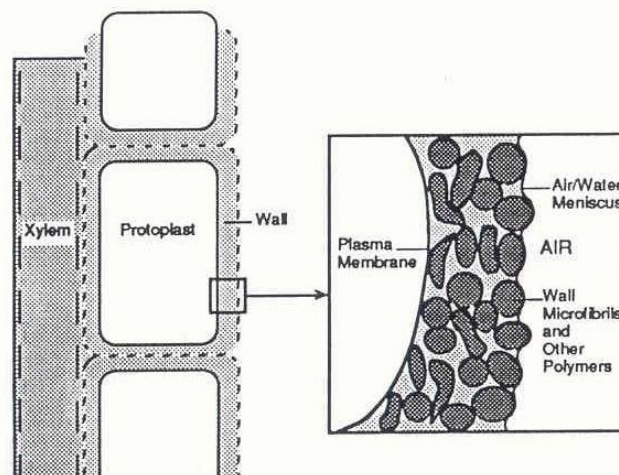
En la tabla 2 se muestra el caso hipotético de los posibles valores de los componentes del potencial del agua en 2 partes diferentes de la célula.

**Tabla 2.** Posibles valores de los componentes del potencial del agua en 2 partes diferentes de una célula en equilibrio hídrico

Parte	Potencial (MPa)		
	Total	de Presión	Osmótico
Vacuola	-1,2	0,5	-1,7
Pared Celular	-1,2	-1,1	-0,1

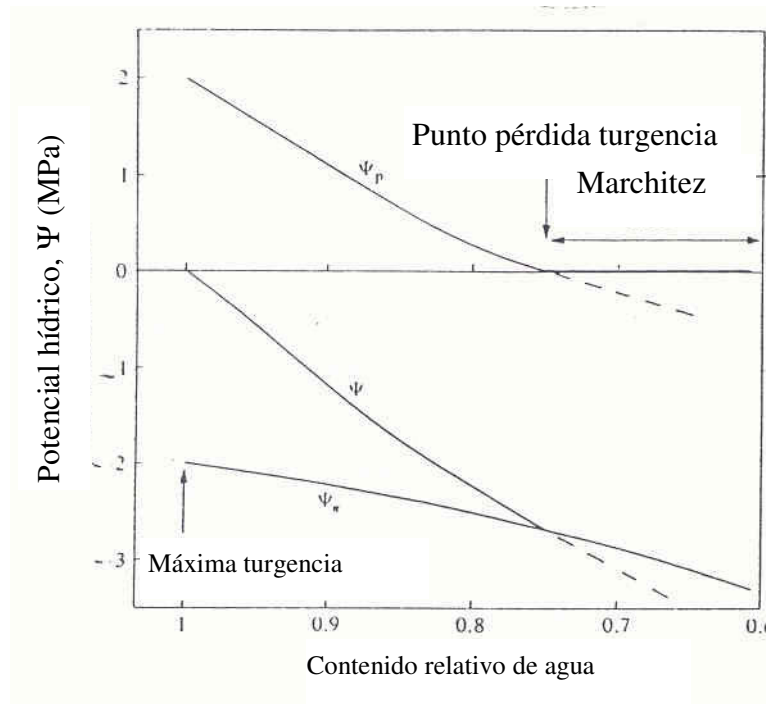
Se puede observar como para un mismo potencial hídrico en la vacuola el potencial osmótico es bastante negativo, lo que indica una concentración relativamente elevada en solutos, mientras que el potencial de presión es positivo, ya que la presión de turgencia eleva la energía en relación al estado de referencia.

En la pared celular el agua contiene pocos solutos (la componente osmótica contribuye poco al potencial total) y está sometida a fuerzas de capilaridad debido a la existencia de microfibrillas (aquí el agua está a tensión de manera muy similar a como se encuentra el agua en un suelo no saturado), debido a esta tensión el signo del potencial de presión es negativo (Figura 5).



**Figura 5.** Vista aumentada de la compartimentación de los tejidos vegetales. El primer compartimento, protoplasto, se encuentra en el interior de la célula, y el segundo en la pared celular y xilema (apoplasto). Ambos compartimentos están separados por el plasmalema.

Cuando la célula se ve sometida a cambios en su potencial hídrico se producen entradas o salidas de agua y estas afectan a su turgencia, volumen y concentración de solutos. Estos cambios de potencial hídrico y de sus componentes con la variación del contenido relativo de agua se pueden representar mediante el diagrama de Höfler (Figura 6).



**Figura 6.** Diagrama de Höfler mostrando la relación entre el potencial total del agua ( $\Psi$ ), el potencial de presión o de turgencia ( $\Psi_p$ ), el potencial osmótico ( $\Psi_o$ ) y el contenido relativo de agua (CRA) en una célula (en realidad en la vacuola de la célula). Las líneas a trazos por debajo de turgencia cero representan una posible turgencia negativa (Adaptado de Jones, 1983).

**En la tabla 3 se comparan los valores hipotéticos del potencial de agua y sus componentes, así como el contenido relativo de agua de las células de una hoja turgente y de la misma hoja 5 minutos después de haber sido arrancada de la planta y estar expuesta al sol.**

**Tabla 3.** Valores hipotéticos del potencial de agua y sus componentes en las vacuolas de las células de una hoja antes y después de ser arrancada y expuesta al sol durante unos minutos.

	Potencial de agua (MPa)			CRA (%)
	de turgencia	osmótico	total	
Antes	0,8	-1,0	-0,2	98
Después	0,1	-1,1	-1,0	85

**Al perder agua el potencial total y sus componentes disminuyen al igual que el contenido relativo de agua. La variación en la componente osmótica es pequeña y, supuestamente, debida a la mayor concentración de solutos como consecuencia del menor volumen de agua.**

#### 4.5.- Medida del potencial de agua y sus componentes

La medida del estado hídrico de la planta se hace, en general, en las hojas. Para medir el contenido relativo de agua de una hoja:

- i).-Se pesa inmediatamente después de arrancarla de la planta (peso fresco)



ii).-Después se rehidrata hasta conseguir que esté a máxima turgencia y se vuelve a pesar (peso fresco a máxima turgencia)

iii).-Por último se introduce en estufa a 60-70°C hasta que alcance peso constante (peso seco).

A continuación se introducen todos estos datos en la expresión dada para el CRA.

Para la medida del potencial hídrico total del agua en la hoja se suelen utilizar instrumentos de laboratorio y de campo. Los primeros son más frecuentemente utilizados con fines de investigación, y entre ellos se encuentra los siccómetros y los osmómetros, y a nivel de campo la cámara de presión.

Los siccómetros permiten medir humedades relativas del aire cercanas al 100% con gran precisión. Esta medida se hace mediante termopares muy finos y requiere un control extremadamente bueno de la temperatura. Requiere el haber confeccionado previamente una curva de calibrado, para transformar las lecturas obtenidas en potenciales de agua.

$$\Psi_v = \frac{RT}{V_{H_2O}} \ln \frac{HR}{100}$$

$\Psi_v$  = Potencial hídrico en estado de vapor (bar ó MPa)

$V_{H_2O}$  = Volumen molar del agua

$$\Psi_o = - C_i RT$$

$\Psi_o$  = potencial osmótico

$C_i$  = Concentración de la solución expresada como molalidad (moles de soluto por kg de H<sub>2</sub>O)

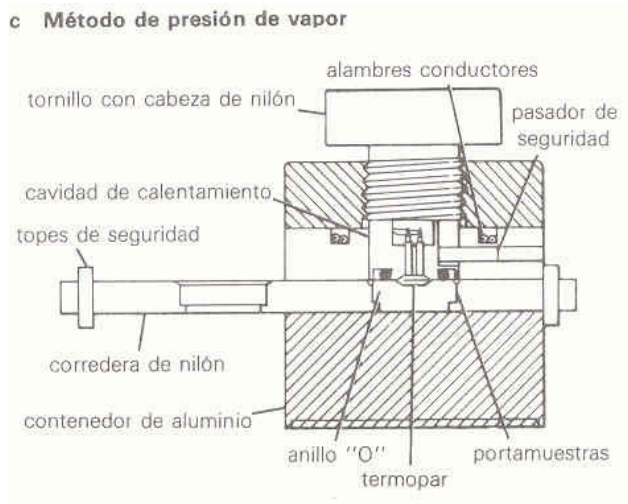
R = cte de los gases (0,00831 kg MPa mol<sup>-1</sup>K<sup>-1</sup>)

### ***Método de presión de vapor***

El tejido se coloca en un pequeño volumen cerrado de aire. El potencial hídrico del aire se equilibra con el potencial hídrico del tejido, el cual cambia en grado insignificante en el proceso (Figura 7). El potencial hídrico del aire se determina midiendo la humedad a una temperatura conocida.

### ***Cámara de presión***

La cámara de presión es uno de los métodos más utilizados para la medida del potencial hídrico foliar por su facilidad de uso, fiabilidad y rapidez, sin embargo es un método que no permite ser automatizado. La figura 8 ilustra su fundamento de medida.



**Figura 7.** Esquema del aparato generador de la presión de vapor

**El agua en el xilema está normalmente sometida a tensión debido a la pérdida de agua por transpiración y a la resistencia al flujo del agua desde las raíces hasta las hojas. Cuando se corta el pecíolo de la hoja para medir, y debido a esta tensión, se produce el retroceso del agua desde la superficie de corte. Al aumentar paulatinamente la presión sobre la hoja por medio del gas inerte (nitrógeno) dentro de la cámara de presión, la savia que es expulsada por las células a los vasos del xilema termina por aparecer en la superficie del pecíolo. En este punto, la presión de la cámara indica el valor del potencial foliar al que estaba la hoja antes de cortarla del árbol, ya que el potencial osmótico en el xilema puede considerarse despreciable.**

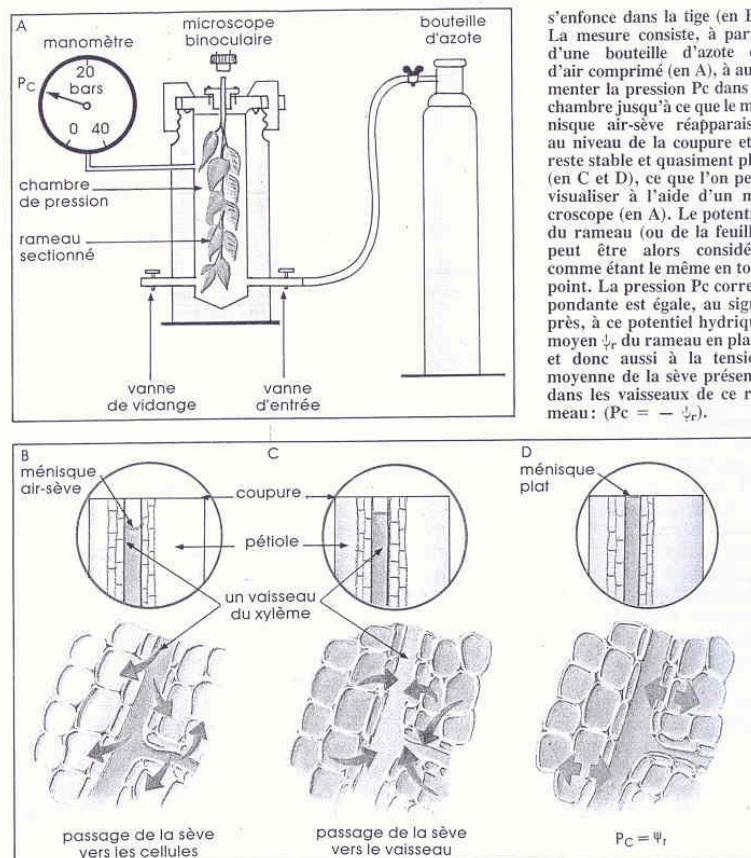
**Recomendaciones a tener en cuenta en las mediciones:**

- ✓ **Realizar un corte único y limpio en el pecíolo**
- ✓ **Minimizar las pérdidas de agua en el tiempo que transcurre desde el corte de la hoja hasta la realización de la medida.**
- ✓ **Sólo debe sobresalir de la cámara la longitud mínima del pecíolo requerida para una buena lectura.**
- ✓ **La inyección de gas a la cámara debe de ser lenta y regular.**
- ✓ **Se debe evitar toda pérdida de gas en la cámara para obtener una presión de equilibrio estable y por tanto una lectura confiable.**

### **Medida de las componentes del potencial hídrico foliar**

**El potencial osmótico se puede medir con el sicrómetro de termopar después de haber destruido la membrana celular mediante inmersión en nitrógeno líquido, con lo que el potencial de presión se hace cero.**

**Otro método consiste en emplear la cámara de presión en laboratorio. En este caso se parte de una hoja completamente turgente (noche anterior pecíolos y parte foliar sumergidos en agua) y se va midiendo su tensión a medida que va perdiendo agua.**



s'enfonce dans la tige (en B). La mesure consiste, à partir d'une bouteille d'azote ou d'air comprimé (en A), à augmenter la pression  $P_c$  dans la chambre jusqu'à ce que le ménisque air-sève réapparaisse au niveau de la coupure et y reste stable et quasiment plat (en C et D), ce que l'on peut visualiser à l'aide d'un microscope (en A). Le potentiel du rameau (ou de la feuille) peut être alors considéré comme étant le même en tout point. La pression  $P_c$  correspondante est égale, au signe près, à ce potentiel hydrique moyen  $\psi_r$  du rameau en place et donc aussi à la tension moyenne de la sève présente dans les vaisseaux de ce rameau: ( $P_c = -\psi_r$ ).

**Figura 8.** A) Medida de la tensión de la savia de un brote con cámara de presión. B, C y D) movimientos de la savia bruta tras el corte de la hoja o ramo, durante la presurización con nitrógeno y al final del proceso cuando aparece la savia a nivel del corte, momento en el que la presión existente en la cámara,  $P_c$ , es igual pero de signo contrario al potencial hídrico medio del ramo,  $\Psi_r$ , o de la hoja,  $\Psi_l$ . Teniendo en cuenta que el potencial hídrico en los vasos del xilema prácticamente se reduce a la componente matricial o de tensión de la savia en el vaso (componente osmótica  $< 1$  bar),  $P_c$  será equivalente a la tensión media a la que se encuentra la savia en los vasos.

**Las determinaciones a realizar son:**

- **Pesar la hoja con balanza de precisión**
- **Medir la presión de equilibrio con cámara de presión**
- **Dejar en bancada para promover una pequeña y gradual pérdida de agua**

**Este proceso se repite varias veces hasta alcanzar altas presiones de equilibrio. La figura 9 ilustra el método para la obtención del potencial osmótico a partir de medidas con la cámara de presión.**

**La relación presión-volumen para un tejido vegetal se puede describir satisfactoriamente por la siguiente ecuación (Tyree y Hammel, 1972).**

$$\frac{1}{P} = \frac{V}{RTN_s - F(V)} = \frac{V_o - V_e}{RTN_s - F(V)}$$

**P = presión de equilibrio.**

**$V_0$  = Volumen de agua original del simplasto o agua osmótica a plena turgencia.**

**$V_e$  = Volumen de agua osmótica extraída.**

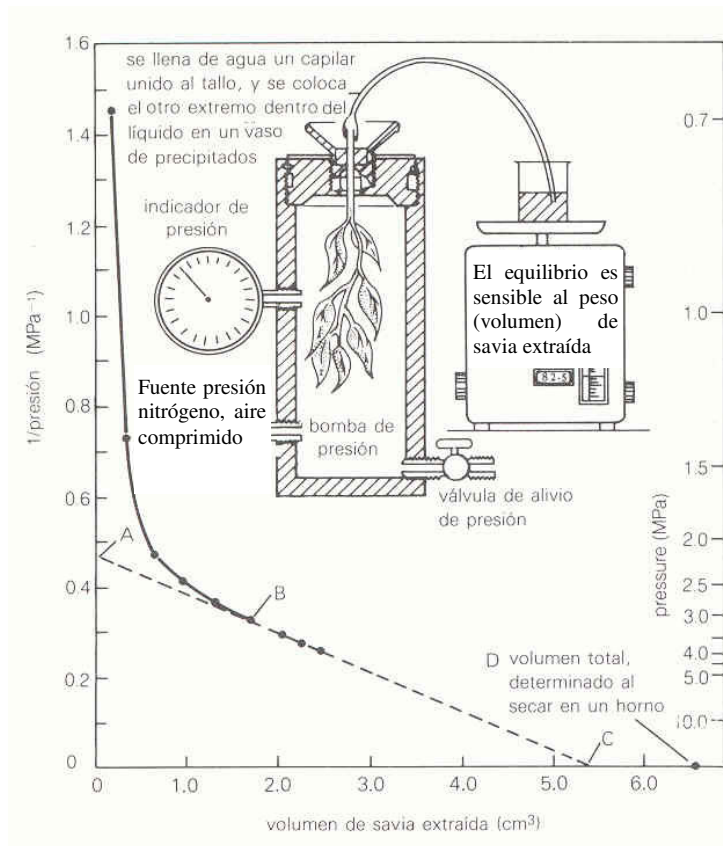
**$V$  = Volumen de agua osmótica en el momento del proceso de deshidratación en que se realiza la medida.**

**$F(V)$  = Función de la presión de turgencia con el volumen celular, elasticidad de las paredes e interacciones con células vecinas que se dilatan y contraen.**

**$T$  = Temperatura absoluta.**

**$R$  = Cte de los gases.**

**$N_s$  = número de osmoles de soluto en todas las células vivas.**



**Figura 9.** Método de medida del potencial osmótico con cámara de presión. El punto A es el inverso del potencial osmótico del tejido a saturación ( $1/0,47 = -2,1$  MPa). A turgencia cero, punto B, el potencial osmótico es  $1/0,31 = -3,2$  MPa. Los puntos C y D representan los volúmenes de agua libre y total del tejido, respectivamente.

**La representación  $1/P$  frente a  $V_e$  proporciona una gráfica de 2 tramos. El punto en el que la gráfica comienza a ser lineal corresponde al punto de plasmolisis incipiente, cuando  $F(V) = 0$**

$$\frac{1}{P} = \frac{V_0}{RTN_s} - \frac{V_e}{RTN_s} = K - \frac{1}{RTN_s} V_e$$

A mayores valores de  $V_e$  la relación  $1/P$  y  $V_e$  es una línea recta de pendiente  $-1/RTNs$ .

El intercepto en ordenadas de  $1/P = V_o/RTNs$  es el  $\Psi_o$  a plena turgencia ( $V_e = 0$ ) y en abscisas de  $V_o = V_e$  (agua osmótica).

Como la recogida de volumen exprimido es tediosa, bajo el mismo fundamento teórico se ha sustituido el volumen exprimido por el del CRA. La ecuación inicial quedaría:  $1/\Psi x = CRA/K-F(P)$  (hipérbola). La 1ª fase de la hipérbola representa la relación que se da en las células turgentes, mientras que la segunda sería para las que han perdido la turgencia.

### **Cuestiones:**

Determine el contenido relativo de agua bajo el siguiente supuesto: peso fresco foliar 2,5 g, peso seco foliar 1,85 y peso fresco a máxima turgencia 2,75 g

Determine el valor del potencial hídrico en estado de vapor cuando la humedad relativa del aire es del 75 % y de 20°C la temperatura. Expréselo en bares.

### ***Interés práctico del empleo de la bomba de presión tipo Scholander***

Al igual que Taylor y Ashcroft elaboraron una tabla de valores umbrales prerriego de  $\Psi_m$  (tensiómetros o bloques de resistencia eléctrica), para distintos cultivos; Shackel y col. proponen los siguientes valores consigna de  $\Psi_{stem}$  (cámara tipo Scholander) para almendro y ciruelo al objeto de obtener los máximos rendimientos (Tabla 3). *Para mayor información pueden consultar la página* <http://fruitsandnuts.ucdavis.edu/pressure-chamber.html>

**Tabla 3.** Valores esperados de potencial hídrico de hoja cubierta o potencial de tallo (bares) de plantaciones de almendro y ciruelo en las que se satisface la ETC, bajo condiciones diferentes de temperatura y humedad relativa del aire.

Temperatura (°F)	Humedad relativa del aire (RH %)						
	10	20	30	40	50	60	70
70	-6.8	-6.5	-6.2	-5.9	-5.6	-5.3	-5.0
75	-7.3	-7.0	-6.6	-6.2	-5.9	-5.5	-5.2
80	-7.9	-7.5	-7.0	-6.6	-6.2	-5.8	-5.4
85	-8.5	-8.1	-7.6	-7.1	-6.6	-6.1	-5.6
90	-9.3	-8.7	-8.2	-7.6	-7.0	-6.4	-5.8
95	-10.2	-9.5	-8.8	-8.2	-7.5	-6.8	-6.1
100	-11.2	-10.4	-9.6	-8.8	-8.0	-7.2	-6.5
105	-12.3	-11.4	-10.5	-9.6	-8.7	-7.8	-6.8
110	-13.6	-12.6	-11.5	-10.4	-9.4	-8.3	-7.3
115	-15.1	-13.9	-12.6	-11.4	-10.2	-9.0	-7.8

$$\text{valor en } ^\circ\text{F} = [9/5 \times (\text{valor en } ^\circ\text{C})] + 32$$

$$\text{valor en } ^\circ\text{C} = [(\text{valor en } ^\circ\text{F} - 32)] 5/9$$

Cuadro 1. Escalas termométricas

