

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON

FACULTAD DE AGRONOMIA



LAS PLANTAS Y EL AGUA

SEMINARIO

PARA OBTENER EL TITULO DE
INGENIERO AGRONOMO FITOTECNISTA

PRESENTA

EMETERIO GARZA TREVIÑO

MONTERREY, N. L.

ENERO DE 1981

040.581

1981

1.5

T

QK871

G3

C.1





AUDTORA
U. A. N. L.

Biblioteca Agronomia UANL

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON
FACULTAD DE AGRONOMIA



AUDITORIA
U. A. N. L.

LAS PLANTAS Y EL AGUA

S E M I N A R I O

PARA OBTENER EL TITULO DE
INGENIERO AGRONOMO FITOTECNISTA
PRESENTA

EMETERIO GARZA TREVIÑO

MONTERREY, N. L.

000250 *mm*

ENERO DE 1981

871
G3

04 . 5 1

FA

1

00



Biblioteca Central
Magna Solidaridad



BU Raúl Rangel Flores
UANL
FONDO
TESIS LICENCIATURA

Tesis

DEDICATORIA

A mis Padres

Profra. Ma. del Socorro Treviño de Gza.
Profr. y Lic. Enrique Garza Gutiérrez

Por enseñarme que la honestidad, la humildad y la fraternidad son conceptos que unidos engrandecen el alma y el espíritu de quien los ejecuta; y por su constante preocupación por mi buen desarrollo en la vida.

A mi Esposa

Rosa Delia Fuentes de Garza

La curva de la felicidad te ha hecho más bella, producto de un amor profundo y eterno; que Dios los cuide y los bendiga por siempre...

A mis Hermanos

Rosa Virgen Garza Treviño (†)

Dr. Enrique S. Garza Treviño

Dr. Jorge R. Garza Treviño

Que supieron guiarme por el camino correcto, y por las enseñanzas recibidas, gracias.

A mis Familiares, Maestros
y Compañeros por todo, Gracias.

DEDICATORIA ESPECIAL

Al DR. JUAN FCO. PISSANI Z.

Por los conocimientos recibidos
durante mi carrera profesional
y por su ayuda en la realiza-
ción de este seminario.

I N D I C E

	Pág.
INTRODUCCION	1
1. El agua en las plantas	3
1.1 El contenido del agua	3
1.2 Las funciones del agua	7
1.3 La influencia del abastecimiento de agua en - la estructura y distribución de las plantas .	10
2. Relaciones del agua en células y tejidos	20
2.1 La célula vegetal vacuolada	20
2.2 Relaciones del agua en una célula vacuolada .	23
2.3 Plasmólisis	31
2.4 Relaciones del agua en el parénquima	37
2.5 Medición del potencial del agua	39
2.5.1 Método de volumen	40
2.5.2 Método gravimétrico	42
2.5.3 Método de chardakov	44
2.5.4 Método refractométrico	45
2.5.5 Método psicométrico	45
2.5.6 Método a base de cámaras de presión	46
2.6 Medición del potencial osmótico	47
2.6.1 Métodos que incluyen la extracción de la savia	47

	Pág.
2.6.2 Método plasmométrico	49
2.6.3 Método de plasmólisis restrictiva	51
2.7 Medición del potencial mátrico	53
2.8 Medición del potencial de presión y el coeficiente de elasticidad	55
2.9 Medición del coeficiente de reflexión	56
2.10 Medición de la conductividad hidráulica	58
2.11 Absorción activa del agua	62
2.12 Relaciones de agua en las células de crecimiento	67
3. Movimiento del agua en las plantas	70
3.1 Camino del movimiento de agua	70
3.2 Transportación del agua en el xilema	75
3.2.1 La estructura del xilema	75
3.2.2 La velocidad del flujo	77
3.2.3 La evidencia de que el agua es transportada en el xilema	80
3.2.4 La evidencia de que la transportación del xilema es pasiva	84
3.3 Mecanismo del movimiento del agua en el xilema ,.....	88
3.3.1 La resistencia a la tensión del agua	88
3.3.2 Capilaridad	90
3.3.3 Teoría de la cohesión y la tensión	90

	Pág.
3.4 Disponibilidad del agua en el suelo	99
3.5 Absorción del agua llevada a cabo por las raíces	102
3.6 Presión de la raíz y gutación	105
3.7 Transportación del agua en el floema	108
3.8 Efectos de la presión del agua en los proce- sos fisiológicos	111
 REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	 115

INDICE DE TABLAS

Tabla No.		Pág.
1	Contenidos de agua en algunos tipos de plantas divididas en porcentajes de (FM) masa húmeda y (DM) masa seca	4
2	Las principales zonas climatológicas y los tipos de vegetación natural	13
3	Términos y símbolos usados en la descripción de las relaciones de agua en las plantas	27
4	Valores aproximados de ψ_{π} y ψ_p (en K Pa) para tres células A, B y C con diferentes valores de ψ_{π} , cuando dichas células se encuentran en equilibrio en agua	39
5	Una comparación de los potenciales osmóticos, de la savia vacuolar determinada por criscopía y por el método de la plasmólisis limitante	64

INDICE DE FIGURAS

Fig. No.		Pág.
1-1	Las cantidades relativas del agua transpirada, el agua retenida y el agua consumida -- por las plantas de maíz	2
1-2	La relación de la absorción y transpiración del agua en cuatro plantas diferentes	6
1-3	Estructura de las hidrófitas	14
2-1	Estructura de una célula vegetal vacuolada.	21
2-2	Relación entre ψ_w , ψ_π , ψ_p y el volumen de la célula en una planta vacuolada de <u>Nitella</u> spp.	30
2-3	Escala de bulbos de cebolla de células epidérmicas en solución sacarosa 0.5M	32
2-4	Tipos de plasmólisis	33
2-5	Medida del potencial hídrico de tejido de patata por los métodos de volumen y de pesada	42
2-6	Sección cruzada a través de una cámara de presión usada para medir el potencial del agua de un retoño frondoso	47
2-7	Determinación de lo que significa el potencial osmótico de la savia vacuolar por el método de la plasmólisis limitante	52

Fig. No.		Pág.
2-8	Medición de la presión de turgencia de una célula por medio de una prueba de presión .	55
2-9	Medición de la conductividad hidráulica por el método osmótico transcelular	60
2-10	Sección longitudinal de una vejiga de <u>Utricularia sp.</u>	66
3-1	Pasadizo de movimiento del agua del suelo - hasta el aire a través de una planta	75
3-2	La estructura del xilema en las plantas de semillas	78
3-3	Estructura del xilema en un angiospermo y - en un gimnospermo	79
3-4	Variación diurna de la velocidad de movimiento de la savia en Larix, Picea y Fagus.	87
3-5	Experimento para probar la validez de la hipótesis de la cohesión	87
3-6	La hipótesis de la cohesión	93
3-7	Estructura de la raíz	94
3-8	Relación entre el potencial hídrico y el contenido de humedad en un suelo arenoso y otro arcilloso	101
3-9	Circulación del agua en las plantas de acuerdo a las ideas de Münch.	110

INTRODUCCION

La impresionante sequía en las islas de Gran Bretaña - durante el verano de 1976, la cual fué registrada la peor - en 250 años; y la reciente sequía que hizo su aparición al Oeste de los Estados Unidos han servido para enfocar la - - atención sobre la importancia que tiene el agua en la vida vegetal y animal. En otras partes del mundo, especialmente Africa del Norte y el Oriente Medio, la conservación del -- agua para propósitos domésticos y de agricultura es un problema continuo. Se ha juzgado que una planta herbácea, como el girasol, cuando es abastecida abundantemente con una cantidad de agua mayor a su propio volumen en un caluroso - día de verano puede absorber por sus raíces, mientras que - un bosque de árboles deciduos situados en latitudes templadas consumen al año tanto como el equivalente a 50 cms. de lluvia.

Casi toda el agua que es absorbida por las plantas se pierde después por la evaporación de las hojas, proceso que se conoce como transpiración. Un fisiólogo en plantas E.C. Miller, americano, supone que el maíz (Zea mays) transpira más del 98% del agua que absorbe, el resto es retenido por los tejidos de la planta, y solo una proporción insignifi--

cante (0.2%) se usa en la fotosíntesis (Fig. I.1).



FIG. I.1. Las cantidades relativas del agua transpirada - - (área blanca) el agua retenida (área sombreada) y el agua consumida (área negra) por las plantas de maíz (Zea mays); (datos recopilados por Miller en 1938).

Estas proporciones son indudablemente representativas de muchas plantas cultivadas, por ejem. los cereales y las legumbres, las cuales crecen con moderado aire seco y tienen una irrigación adecuada. Aún las plantas del desierto (Xerófitas) transpiran una gran proporción (al menos un 50%) del agua que absorben. Las plantas acuáticas que están bajo agua (las hidrófitas) retienen una parte mayor del agua absorbida que las otras plantas, aunque la cantidad que absorben sea menor.

1. EL AGUA EN LAS PLANTAS

1.1 El contenido de agua.

De todas las substancias que absorben las plantas de su medio ambiente, obviamente el agua es requerida en mayor cantidad. Además es el elemento que abunda en las plantas, algunas veces contiene tanto como un 95% del volumen total. Solamente en los tejidos de la madera y en los órganos inactivos el contenido de agua alcanza un 80%; pero en las semillas maduras de algunas plantas (por ejem. La Amarilis y Crinum spp.) tienen un alto contenido de agua (por lo general más del 70%) y esto les permite germinar sin necesidad de un suplemento externo de agua.

El método general para determinar el contenido de agua consiste en deshidratar la materia en un horno hasta que alcance la masa constante. Debe tomarse ciertas precauciones para evitar que se queme, lo cual indica una pérdida de materia deshidratada y por tal razón se trabaja generalmente con temperaturas relativamente menores a 85°C. Una pequeña cantidad de agua asociada con las substancias orgánicas ("límite de agua") no se desaloja con este proceso. El contenido de agua puede ser considerado como un porcentaje, ya sea de masa deshidratada o húmeda (TABLA 1); la primera es la que se usa generalmente, aunque a veces prefiere la últi

TABLA 1. Contenidos de agua en algunos tipos de plantas divididas en porcentajes de (FM) masa húmeda y (DM) masa seca.

Plantas	Partes	Contenido de agua con el porcentaje de	
		FM	DM
LECHUGA (<u>Lactuca sativa</u>)	hoja joven	94.3	1654
SANDIA (<u>Citrullus vulgaris</u>)	fruta tierna	92.6	1251
ZANAHORIA (<u>Daucus carota</u>)	raíz madura	90.3	931
FRESA (<u>Fragaria chiloensis</u>)	fruta tierna	89.1	817
PAPA (<u>Solanum tuberosum</u>)	tuberculo	79.8	395
LIRIO (<u>Iris</u> cv 'Wedgwood')	bulbo	62.0	163
COCO (<u>Cocos nucifera</u>)	endosperma sólido	50.9	104
CEBADA (<u>Hordeum vulgare</u>)	grano seco	10.2	11.4
CACAHUATE (<u>Arachis hypogaea</u>)	semilla	5.2	5.5

ma, mayormente cuando es muy alto el contenido de agua; ya que en tales casos grandes variaciones en la cantidad de agua presentan quizás pequeños cambios en su contenido expresado como un porcentaje de masa húmeda. Por otra parte, el contenido de agua representado como el porcentaje de ma-

sa deshidratada puede algunas veces ser equivocado, ya que si la masa deshidratada cambia, por ejemplo como un resultado de la acumulación o disminución de los productos de reserva, el contenido de agua por unidad de materia deshidratada cambiará cuando la cantidad de agua real permanezca constante.

El contenido de agua de una planta varía mucho y cambia notablemente con algunas confluencias en el contenido de humedad de los suelos y la humedad del aire. En la mayoría de los casos, la transpiración excede a la absorción de agua en los días en que el contenido de agua disminuye, mientras que la situación es invertida en la noche (Fig. 1-2). De ese modo la planta abastece sus tejidos durante la noche, con el agua que había perdido el día anterior. Sin embargo, el Cactus Opuntia por ejemplo, su estoma se cierra de día, y sucede lo contrario (Fig. 1-2).

De igual manera el contenido de agua del tronco de un árbol decíduo en regiones donde la temperatura sube en el invierno cuando la transpiración es baja, y disminuye en el verano cuando la transpiración es alta. Esto tiene consecuencias trascendentales para la industria forestal ya que cuando la madera de construcción es transportada en los ríos, la madera saturada de agua es más densa que la que no ha sido mojada.

El contenido relativo de agua (RWC) es la cantidad de

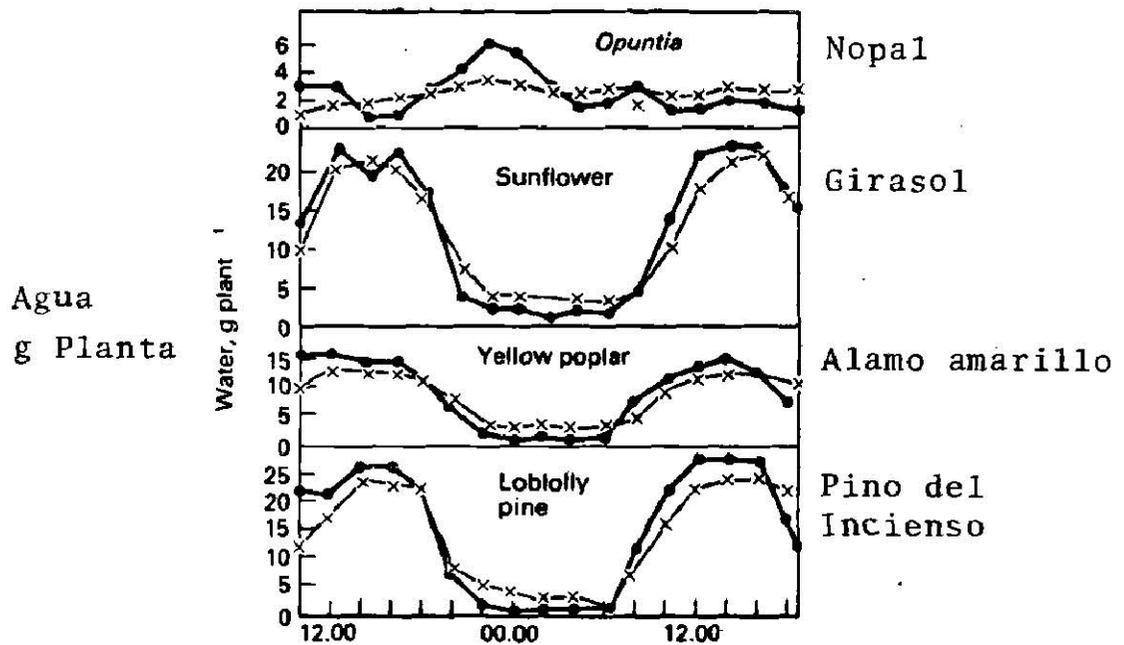


FIG. 1.2. La relación de la absorción y transpiración del agua en cuatro plantas diferentes que crecen en suelo bien regado, en un día de verano. Absorción (x—x), Transpiración (●—●) de acuerdo a Kramer, 1969.

agua en un tejido, comparado con esta cantidad el tejido absorberá sin infiltración de espacios intercelulares de aire. El RWC de una hoja se mide por el peso de masa húmeda (FM_1), entonces se deja flotar en el agua en un espacio cerrado -- por casi 24 horas, preferiblemente en la luz, se pesa de nuevo (FM_2) después de que se deja escurrir. La masa seca se determina como se describe antes, y el RWC se calcula -- con la fórmula siguiente:

$$RWC = \frac{FM_1 - DM}{FM_2 - DM}$$

Así el valor máximo del RWC es la unidad; frecuentemente el RWC se representa como el porcentaje del contenido máximo de agua multiplicando el valor obtenido de la fórmula de arriba por 100. El déficit de la saturación de agua - - (WSD) es un término aplicado algunas veces a la diferencia que existe entre el RWC representado como un porcentaje, y el 100, es decir:

$$WSD = 100 - RWC (\%)$$

El contenido de agua de algunas plantas, especialmente los líquenes y briofitas, es afectado por las condiciones ambientales mucho más de lo que es con otras. En dichas -- plantas que ejercen un poco o nada de control sobre la pérdida de agua, el contenido de agua está íntimamente correlacionado con la humedad de la atmósfera, y el RWC puede variar tanto como un 90%.

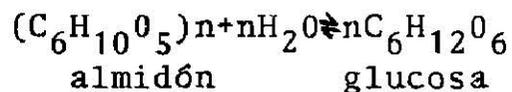
1.2 Las Funciones del Agua.

Se cree que los organismos vivientes se habrían originado de un ambiente acuático y en el curso de la evolución habrían aprovechado las propiedades del agua en un sinnúmero - de formas. Los usos más importantes del agua en las plantas se pueden resumir a continuación:

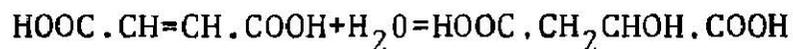
I.- El agua es un constituyente esencial del protoplasma, contiene frecuentemente más del 90% de su masa total. - La mayoría de las moléculas biológicas son hidratadas en su

estado natural y la presencia del agua es esencial para el mantenimiento de su estructura y actividad. Cuando el protoplasma se deshidrata gradualmente, al igual que durante el desarrollo de las semillas, su grado de metabolismo disminuye y se vuelve inactivo (ver VILLIERS 1975). Si el agua se extrae muy rápidamente se destruye el protoplasma, ya que la rápida deshidratación puede conducir a la irreversible desnaturalización de proteínas.

II.- El agua participa directamente en una cantidad de reacciones hidrolíticas y de condensación en las que el agua se agrega o se extrae de las moléculas orgánicas son importantes en varios procesos metabólicos, tales como la interconversión de carbohidratos, por ejemplo:



o la síntesis del ácido málico que proviene del ácido fumárico en el ciclo de Krebs.



ácido fumárico
ácido málico
 (ácido trans-butanoidico) (ácido hidroxidobutanoidico)

III.- El agua es una fuente de protones (H⁺iones) usada para la reducción del bióxido de carbono y de iones de hidroxil (OH⁻) en la fotosíntesis, los cuales proporcionan electrones para las reacciones de la luz.

IV.- El agua es un solvente en el que muchas otras - -

substancias se disuelven, y en el cual son sometidas a reacciones químicas en el protoplasma.

V.- El agua es también el solvente en que los materiales son transportados a través del xylema y floema, y probablemente a través del citoplasma de las células.

VI.- Un tanto del agua en la planta es almacenada en grandes vacuolas dentro del citoplasma de las células parenquimatosas (Fig. 2-1). Dicha agua ayuda a mantener la firmeza (ampulosidad) de las células y en consecuencia también la firmeza de la planta. Cuando las células pierden su ampulosidad la planta languidece, se marchita y muere.

VII.- Las pérdidas y ganancias de agua de las vacuolas de las células de la planta son responsables de una variedad de movimientos en las plantas, incluyendo el abrir y cerrar del estoma; el plegamiento nocturno de las hojas de las plantas leguminosas, como las Acacias; y el abrir y cerrar de las flores en respuesta a la temperatura.

VIII.- Existe una delgada capa que rodea cada célula de la planta y esto permite que se formen los microespacios entre el material sólido de las paredes de la célula. Estas películas en la superficie están continuas de célula a célula a lo largo de la planta y son importantes en la división de gases (CO_2 y O_2), dentro y fuera de las células, tanto como en la captación y transportación de sales minerales que provienen del suelo y son recogidas por las raíces.

IX.- Debido a la alta temperatura específica, el agua actúa como un vertedero caliente y permite que la planta absorba una gran cantidad de radiación solar sin que alcance una temperatura dañina. Además, como la evaporación del agua tiene una alta temperatura latente, la transpiración tiene un poderoso efecto refrescante lo cual ayuda a la planta a disipar la temperatura absorbida como radiación solar.

X.- El agua es el medio a través del cual los gametos móviles efectúan la fertilización; ya sea en el medio ambiente externo, como en el caso de las plantas que crecen bajo tierra; o internamente a través del tubo del polen de las plantas de semilla. El agua también presta ayuda de diferentes formas en la diseminación de esporas, frutas y semillas. Las deshidrataciones de algunas frutas hacen que aumenten las tensiones en los tejidos, lo cual ocasiona una adhesión explosiva y la depresión de semillas.

XI.- En las plantas acuáticas sumergidas o semi-sumergidas el agua externa proporciona ayuda debido a la elasticidad de los tallos y hojas. Dichas plantas casi no tienen desarrollados los tejidos.

1.3 La Influencia del Abastecimiento de agua en la Estructura y Distribución de las Plantas.

La disponibilidad del agua en el medio ambiente tiene

un efecto importante en la distribución de la planta, tanto en base del ancho mundo, como a un nivel más local. Las plantas que se adaptan a climas secos no pueden sobrevivir mucho tiempo en lugares húmedos o viceversa. Las especies se clasifican en 4 grupos, basándose en la cantidad de agua disponible para ellas, y cada grupo se caracteriza por una combinación de adaptaciones estructurales de su medio ambiente.

Las Hidrófitas crecen ya sea completamente sumergidas en el agua, o parcialmente. Entre ellas se encuentra el alga marina y la angiosperma sumergida, la hierba angila (Zostera marina) que además están adaptadas para resistir la alta salinidad (más bien, ellas son las Halófitas). Otro ejemplo de hidrófitas son las acuáticas de agua fresca; que van desde el alga movable unicelular, como las Cladimodonas; hasta los helechos flotantes, por ejemplo. La Azolla filiculoides; y angiospermas como la Lenteja de agua. Algunas Hidrófitas emergentes, tales como los lirios acuáticos (Nymphaea alba y Nuphar lutea) y mare's-tail, (Hippuris vulgaris) y muchas algas marinas están firmemente ancladas al substrato de modo que no son arrastradas fácilmente por la corriente. Las hojas sumergidas de las plantas de agua son con frecuencia divididas sutilmente (Myriophyllum) y esto reduce la resistencia al flujo de agua.

La pérdida de agua no es generalmente un problema para

las hidrófitas, existe otro, la cutícula en los órganos sumergidos no se desarrolla bien; por otra parte, la superficie de arriba está bastante cutinizada, lo que ayuda a prevenir que el agua la cubra, las hojas que emergen también tienen un estoma funcional que controla la transpiración.

Las hidrófitas por lo general tienen poco desarrollado el xilema, y su soporte proviene principalmente del agua -- que las rodea. Hay extensos espacios de aire que incrementan la flexibilidad y facilitan la difusión de oxígeno y -- CO_2 a través de los tejidos (Fig. 1-3). Un problema adicional de las hidrófitas sumergidas es que la intensidad de -- luz a que están expuestas es relativamente baja, y están -- adaptadas para lograr la fotosíntesis eficientemente bajo -- estas condiciones. Las hidrófitas no siempre sobreviven a la desecación, solo cuando están en estado latente; las hojas flotando de Chamaegigas intrepidus un instante en agua planta de Sudáfrica, puede resistir la resequedad, equilibrando el aire a un 5% relativo a la humedad, cuando está -- deshojándose; puesto que es destruida si el aire es más seco que el 95% relativo a la humedad cuando está madura.

Las Hidrófitas, por ejemplo muchos musgos y hepáticos, y algunos helechos, son plantas de tierra que habitan lugares húmedos donde el aire es regularmente muy húmedo, y el suelo frecuentemente saturado de agua. Dichos ambientes -- son usualmente sombreados, y de ese modo las hidrófitas se

TABLA 2. Las principales zonas climatológicas y los tipos - de vegetación natural.

ZONA CLIMATOLOGICA	TIPO DE VEGETACION
1.- <u>Tropical húmedo</u> Caliente con fuertes lluvias en el transcurso del año.	Selva tropical de lluvia.
2.- <u>Tropical seco</u> Invierno caliente y seco verano caliente y húmedo.	Selva savana del monzón.
3.- <u>Desértico</u> Lluvias irregulares ;temperatura muy variada.	Maleza desértica (cactus, plantas efímeras).
4.- <u>Semi-árido</u> Invierno seco, verano caliente con lluvias prematuras.	Savana (hierba grande) Estepa (hierba chica)
5.- <u>Temperatura húmeda</u> Invierno cálido y húmedo, verano caliente y seco.	Selva sub-tropical (siempre verde)
6.- <u>Mediterráneo</u> Invierno fresco, con lluvias moderadas, verano caliente.	Maleza del mediterráneo (cítricas, olivo, maguey)
7.- <u>Temperatura fría</u> Invierno fresco, verano cálido, lluvias en el año.	Selva espesa (principalmente caduca)
8.- <u>Continental</u> Invierno frío, verano caliente, lluvias variables.	Selva variada y confífera, selva septentrional
9.- <u>Artico</u> Invierno muy frío, verano -- frío, corto y seco.	Tundra (musgos, líquenes, arbustos pequeños).
10.- <u>Montaña</u> Invierno muy frío, verano -- corto; temperatura y lluvias variables.	Alpino (musgos)

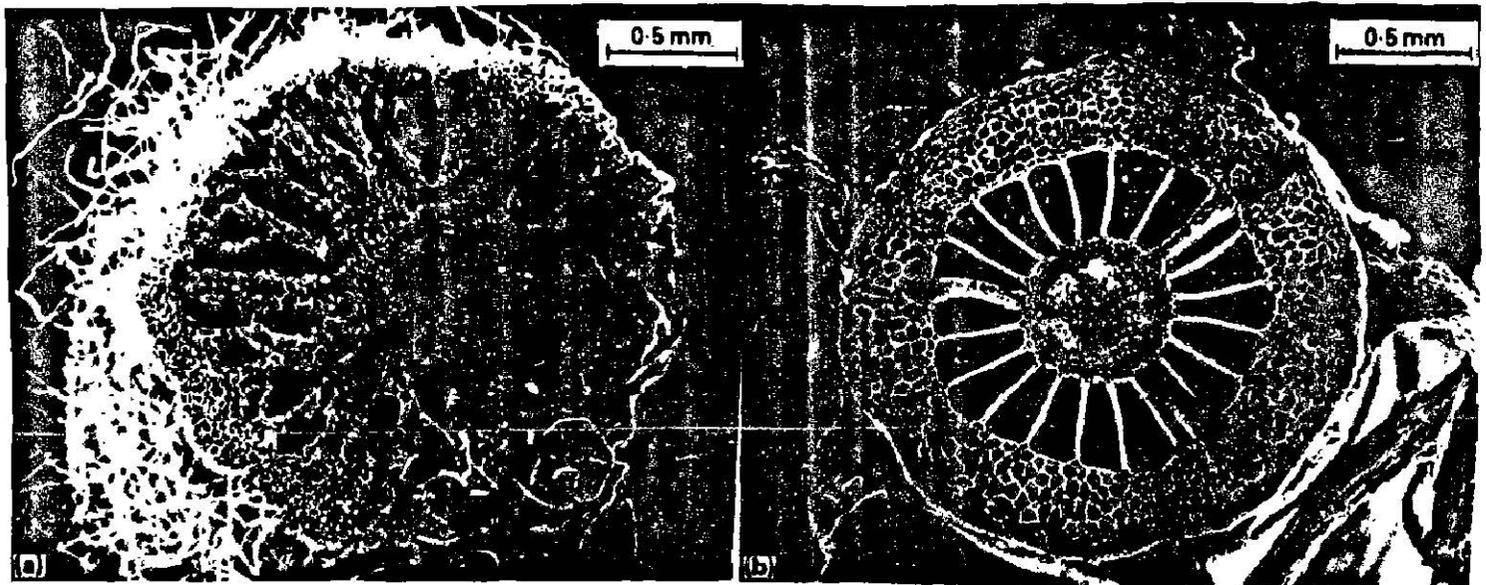


FIG. 1.3. Estructura de las hidrófitas.
 a) Raíz de Typha, sp.
 b) Tallo de Myriophyllum brasilense.

adaptan a bajas intensidades de luz logrando la fotosíntesis exitosamente. Por lo común tienen una gran superficie en relación al volumen, y las hojas a menudo tienen solamente una delgada capa de células gruesas. El poco control de la pérdida y contenido de agua es gobernado en gran parte por la humedad del aire (vea en el cuadro). Muchas hidrófitas pueden resistir desecación prolongada y empezar a crecer de nuevo tan pronto como se vuelva a abastecer con agua.

Las mesófitas son plantas que por lo general crecen en suelos bien desaguados y cuyas hojas se exponen al aire moderado y seco. La mayoría de las semillas y muchas de las plantas naturales de regiones tropicales y temporales están en esta categoría. Tienen una cutícula impermeable y regu-

lan la pérdida de agua controlando el tamaño del estoma. En las mesófitas el estoma muy a menudo se cierra en cierto momento al mediodía cuando las condiciones son generalmente más favorables para la evaporación, lo mismo sucede en la noche cuando se detiene la fotosíntesis y no se requiere de la captación del CO_2 . Ya que las mesófitas tienen que reemplazar grandes cantidades de agua transpirada por las hojas; además cuentan con un amplio sistema de la raíz, y con un xilema bien desarrollado. Muchas mesófitas perennes son caducas, enrollan sus hojas para conservar el agua cuando las condiciones son favorables por ejemplo: en el invierno en latitudes templadas y árticas, y durante las estaciones secas en el trópico. Las partes que están sobre tierra las cuales pertenecen a mesófitas herbáceas mueren en tales condiciones y otras sobreviven gracias a que sus órganos están bajo tierra tales como los tubérculos, bulbosas o rizomas.

Las Xerófitas se encuentran principalmente en los desiertos, terrenos de pasto seco y lugares rocosos donde regularmente escasea el agua. Algunas veces, aunque no siempre, crecerán mejor en lugares húmedos que en los secos, si es que no compiten con las mesófitas. Su supervivencia bajo condiciones de sequía depende de qué tanto se adapte y además incluye:

I.- Un amplio sistema de raíz que penetra a lo largo y ancho del suelo para obtener el agua que esté disponible.

II.- El agua puede ser almacenada en las raíces, tallos y hojas saturadas (suculentas), para después usarse en épocas de sequía. La planta de hielo (Mesembryanthemum crystallinum) tiene células epidérmicas como bolsas alargadas en las hojas, las cuales funcionan como almacenes de agua. El desarrollo de la succulencia en las hojas y tallos conduce a una reducción del tamaño en el radio de la superficie, lo cual ayuda a reducir la pérdida de agua. Una situación extrema ocurre en las llamadas plantas de "piedra" (Lithops spp.) en las cuales las hojas rozan el suelo debido a su corto tallo, son redondas con cierta forma de piedra.

III.- En algunas xerófitas, incluyendo el cactus, las hojas son pequeñas; algunas veces son simples escamas y el principal órgano fotosintético es el tallo. Este es a menudo, en apariencia, aplastado y filiforme. Un ejemplo interesante de la reversión revolucionaria se aprecia en dichas plantas como el rusco (Ruscus aculeatus) donde las hojas reales se reducen a escamas y porciones del tallo expandidas en las estructuras filiformes llamadas cladiodos. La parte central del cladiodo es ocupada por grandes células que almacenan agua. Una modificación semejante ocurre en las especies de la Acacia donde la brizna de la hoja se reduce y toma su lugar un pecíolo extendido y plano (phylloide)

IV.- Algunas xerófitas, en especial las monocotiledóneas, enrollan sus hojas y otras partes que se encuentran -

sobre tierra en épocas de severa sequía y sobreviven gracias a los bulbos y el tallo que se encuentran bajo tierra. Los arbustos de madera resinosa (Covillea glutinosa) de los desiertos de Norte América tienen pequeñas hojas correosas las que cuando hay sequía, se vuelven de color café y se secan hasta que su contenido de agua baje más del 10% normal. En estas condiciones, cuando la mayoría de las hojas mueren, éstas permanecen vivas durante meses y cuando se dispone de agua se extienden rápidamente y verdean otra vez logrando así la fotosíntesis (cf. hygrophytes).

V.- La cutícula de la xerófitas es a veces más gruesa que la de las mesófitas, pero su impermeabilidad depende principalmente de su composición, lo cual incluye una gran proporción de cutina y otras ceras. Muchas xerófitas tienen una densa capa de filamentos y escamas, pero éstas no interrumpen la continuidad de la cutícula, o el incremento de su permeabilidad. Al crearse una capa de aire fijo alrededor de la planta, se cree que los filamentos reducen la transpiración; al reflejarse la luz éstos ayudan a disminuir el incremento de la temperatura transmitida por la luz solar.

VI.- La transpiración se aminora también en las xerófitas debido a la cantidad de disposición y modo de funcionamiento del estoma. La cantidad de estoma por unidad del área superficial de la hoja o del tallo es generalmente me-

nor que la que hay en las mesófitas, y los poros son casi siempre más pequeños. Algunas xerófitas tienen estomas que son introducidos en hoyos o en camellones entre las crestas de la superficie de la hoja; y se dice que esto reduce la transpiración creando una nube de aire fijo arriba de cada estoma. También es posible que las células de guardia de los estomas introducidos, estando más cercanas a las células fotosintéticas, respondan mejor a los medios que suceden en los niveles CO_2 de los espacios intercelulares. Asimismo, se ha demostrado que la importancia del movimiento de las hojas de las hierbas xerófitas por ejemplo la hierba Marram (Ammophila arenaria) consiste en incrementar la concentración del CO_2 en los alrededores de las células de guardia en lugar de proveer de aire húmedo.

Las estomas de muchas xerófitas se abren en un período más corto durante el día de lo que lo hacen las mesófitas. En algunas plantas suculentas por ejemplo las especies de Crassula y Opuntia, se abren en la noche cuando las plantas asimilan el CO_2 por medio de reacciones que no incluyen la energía de la luz, formando ácidos orgánicos como el ácido málico (Metabolismo del Acido Crasulaceo). Estos ácidos se convierten en azúcares en la luz con la liberación del CO_2 que puede usarse para la fotosíntesis aún cuando los estomas estén cerrados.

Ha habido mucha discusión de si los angiospermas halo-

fiticos, como la sosa (salicornia spp.) y la sargadilla - - (Suaeda maritima) las cuales habitan en pantanos de sal y - también son xerófitas. Ellas comparten con las xerófitas - la forma de crecer y la muralla delgada de las células que almacenan agua las cuales han sido encontradas en las hojas.

El geógrafo de plantas, Schimper, sugirió que dichas - plantas podían sufrir de "sequía Psicológica" aún cuando el agua sea abundante en el suelo debido a la alta concentra-- ción de sal.

Sin embargo, se ha demostrado que la savia de las célu - las de las halófitas es más concentrada y de este modo la - entrada de agua por medio de osmosis no se debe obstruir. - No obstante, es probable que algunas halófitas, especialmen - te aquellas que habitan las zonas más bajas de los pantanos y las dunas, están expuestas a períodos de severa sequía! y quizás por esta razón las células que almacenan agua fre--- cuentemente están presentes. Cuando se dispone de agua, el grado de transpiración por unidad de área superficial no se diferencia mucho entre halófitas y mesofitas.

2. RELACIONES DE AGUA EN CELULAS Y TEJIDOS

2.1 La célula vegetal vacuolada.

La mayor parte del tejido de una planta se compone de células altamente vacuoladas a las que se aplica el término "parénquima" ("tejido de nutrición"). La estructura de la célula de una parénquima común tomada de una parte "no verde" de la planta, está representada en el diagrama de la figura 2-1. La pared celular es una estructura relativamente rígida pero, al mismo tiempo tiene algo de elasticidad. Las paredes de algunas células vacuoladas (por ejemplo la parénquima xylema) están impregnadas de lignina y son mucho más rígidas que las de la colencima donde las paredes contienen un alto porcentaje de componentes celulósicos y pécticos. - Excepto cuando una pared celular contiene una gran cantidad de lípidos, como en el caso de las células de corcho, es altamente permeable al agua, así como a sustancias disueltas; es decir, contiene una alta conductividad hidráulica.

El espacio que se encuentra entre el material sólido - de la pared es infiltrado por la solución en la que se encuentran las células, de aquí que se le llama en algunas ocasiones "espacio libre".

Por característica, el citoplasma forma una capa delgada

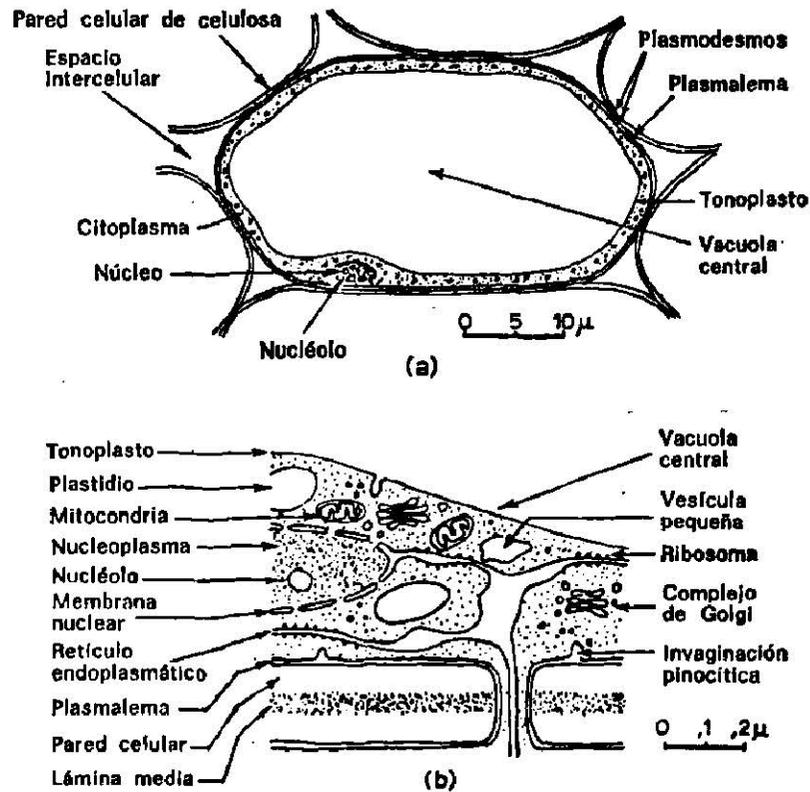


FIG. 2.1. Estructura de una célula vegetal vacuolada.
 a) Ampliación o aumento.
 b) Estructura según el microscopio electrónico.

da que forra la superficie interior de la pared celular y se encuentra unida al exterior por medio de una membrana lipoproteínica: la membrana del plasma o plasmalema. El plasmalema es mucho más delgado que la pared celular (mide sólo 8-10 nm) pero debido a su estructura, es mucho menos permeable al agua y en particular a las sustancias disueltas. La estructura del citoplasma subyacente es compleja, existe un sistema interno de membranas, el retículo endoplásmico, que divide al citoplasma con efectividad en dos partes, una de

ellas contiene una solución acuosa de sustancias disueltas orgánicas e inorgánicas y la otra contiene una serie de órganos unidos a la membrana, los cuales incluyen núcleos, mitocondria, plástidos, cuerpos Golgi y pequeñas vesículas -- aisladas. El citoplasma de una célula se encuentra conectado a los de su alrededor por medio de conexiones protoplásmicas o plasmodesma y a todo el sistema de citoplastos in-terconectados se le da el nombre de simplasto (o simplasma).

La mayor parte del volumen de la célula de parénquima es absorbida por una o más vacuolas que se encuentran lle-nas por una solución acuosa de sustancias orgánicas e inorgánicas. La concentración de dichas sustancias es tal que la savia vacuolar tiene comúnmente un potencial osmótico -- que varía entre 500 y 3000 Pa -5 a -30 bars y en algunos casos excepcionales como el de los halófitos tienen potenciales osmóticos de 20,000 Pa. La vacuola actúa como depositaria para las sustancias que la planta no necesita de inmediato y para productos de desecho del metabolismo y asimismo desempeñar un importante papel en el mantenimiento de la turgencia de la célula. La vacuola se encuentra relacionada con una membrana llamada tonoplasto, que se asemeja a la plasmalema en su estructura y su función es la de regular - el movimiento de los materiales entre el citoplasma y la vacuola. La formación de las vacuolas se lleva a cabo durante la evolución de la célula por medio de una unión de pe--

queñas vesículas citoplásmicas que se encuentran presentes en las células embriónicas (meristemáticas).

2.2 Relaciones de agua en una célula vacuolada.

El citoplasma de una célula vacuolada que se muestra en la figura 2-1a, funciona como una membrana semi-permeable que separa la vacuola central de la solución externa que baña la pared celular. Siendo que el volumen del citoplasma es relativamente pequeño comparado con el de la vacuola, las relaciones de agua en una célula vacuolada se consideran como si el citoplasma fuera una simple membrana de un espesor insignificante. Es obvio que esto es una super-simplificación ya que en muchas células vacuoladas el volumen citoplasmático es una fracción considerable (del 10% o más) del volumen total de la célula, y además, no permanece constante bajo las diferentes condiciones. Es posible que, así como se altera el volumen vacuolar con los cambios en el potencial de agua del medio, se altera el volumen citoplasmático. Cuando una célula alcanza el equilibrio bajo ciertas condiciones en particular, los potenciales de agua de la vacuola y de los diferentes compartimientos dentro del citoplasma llegarán a ser iguales y ya no habrá ningún movimiento de agua de un lugar a otro además de la pequeña cantidad que es causada por los procesos metabólicos en los que el agua se consume o se produce.

La idea de que una célula vegetal vacuolada se comporta como un osmómetro, surgió hacia finales del siglo XIX, - principalmente por las investigaciones de W. Pfeffer, y del botánico holandés, Hugo de Vries. En un principio, sólo se consideraba importante la diferencia en el potencial osmótico (al que entonces se le llamaba presión osmótica) entre la savia vacuolar y la solución lavadora, pero pronto se descubrió que la presión mecánica empleada por la pared extendida de una célula túrgida debía ser tomada en cuenta de igual modo. De acuerdo con la tercera ley del movimiento de Newton, esta presión de la pared causa una presión contraria llamada presión de turgencia. Es fácil confundir estos términos, por lo cual es de importancia considerar que aunque son de igual magnitud, son empleados en direcciones opuestas. De este modo, aunque la presión mural sea empleada en el interior, provoca a través de la presión de turgencia un incremento en la turgencia celular (cf. un neumático).

Se consideraba que la fuerza responsable de la entrada de agua en la vacuola era el resultado de dos fuerzas separadas, a saber, la diferencia en el potencial osmótico entre la savia vacuolar y la solución externa, lo cual tiende a hacer que el agua entre en la célula y la presión mecánica empleada por la pared, lo cual tiende a causar que el agua salga con dificultad.

Pronto surgió la crítica por los términos "fuerza de succión" y "presión de succión" a causa de que no lleva a cabo ningún proceso de succión; sin embargo, después de que varios nombres se descartaron, el botanista norteamericano, B.S. Meyer (1945), introdujo el término "déficit de presión de difusión" (DPD). El DPD del agua de una solución (por ejemplo en la savia vacuolar) se definió como la cantidad por la que la "presión de difusión" del agua en la solución es menor que la del agua pura a la misma temperatura y presión. El agua se movía por difusión de una solución de menor a otra de mayor DPD y en el caso de una célula, se detenía cuando el DPD de la savia vacuolar llegara a ser el mismo que el de la solución externa. Esta terminología tuvo mucho uso por un tiempo en los Estados Unidos y se fue aceptando en otros lugares hasta que las ventajas del concepto "potencial del agua" fueron señaladas por KRAMER, KNIPLING y MILLER (1966). Desde entonces, la terminología del potencial del agua se ha reconocido como superior.

Las ventajas de la terminología del potencial del agua son las siguientes:

- 1) Se basa en conceptos termodinámicos extensos y por lo tanto, las relaciones del agua en las plantas pueden describirse en términos que son fáciles de comprender tanto por un físico químico como por un biólogo.

- 2) Estos conceptos pueden aplicarse al medio ambiente

físico así como a los organismos vivos y permite que los científicos del suelo, los fisiólogos botánicos y los meteorólogos utilicen un lenguaje común y además, hace posible una descripción unificada del movimiento del agua desde el suelo a través de la planta y hacia el aire.

3) Las antiguas terminologías se aplicaban sólo a las células vacuoladas y al fenómeno de imbibición, es decir la subida del agua en las semillas en germinación, o la retención de la misma por el suelo árido y tenían que discutirse como procesos por separado. La terminología del potencial del agua permite que el fenómeno de la imbibición sea considerado dentro de los mismos conceptos básicos de la ósmosis.

Esperamos que en las siguientes descripciones de la célula de los tejidos y de las relaciones de agua en las plantas, puedan apreciarse las ventajas de la terminología del potencial del agua. La tabla 3 ofrece una lista de términos de uso común al igual que una serie de símbolos que se recomiendan.

El potencial de agua de la savia, ψ_r , de una célula vacuolada bajo condiciones isotérmicas, es determinado por la concentración de sustancias disueltas en la vacuola, así como por la cantidad de sustancias de enlace del agua y por la presión empleada por la pared celular de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$\psi_r = \psi_{\pi} + \psi_m + \psi_p$$

TABLA 3. Términos y símbolos usados en la descripción de --
las relaciones de agua en las plantas.

TERMINOS	SIMBOLOS RECOMENDADOS	SIMBOLOS ALTERNATIVOS
Potencial del agua	ψ (pis)	-DPD (obsoleto)
Potencial del agua de:		
el citoplasma	ψ_c	
la savia vacuolar	ψ_v	
la savia del xilema	ψ_x	
la solución externa	ψ_e	
la célula	$\psi_{célula}$	
el suelo	ψ_{suelo}	
el aire	ψ_{aire}	
Potencial osmótico (potencial de soluto)	ψ_π	$\psi_s; -\pi;$ -OP (obsoleto)
Presión osmótica	π	$-\psi_\pi; OP$ (obsoleto)
Potencial mátrico	ψ_m	$\psi_\tau; \tau$ (tau)
Potencial de presión (presión de la pared)	ψ_p	$\psi_w; P; WP$ (obsoleto)
Presión citoplásmica	ψ_{cp}	
Presión de turgencia	$\psi_t (= \psi_p)$	$P; TP$ (obsoleto)
Conductividad hidráulica	L_p	
Coefficiente de elasticidad	E	

donde ψ_{π} , ψ_m y ψ_p son las contribuciones de las sustancias disueltas de los aglomerantes y de la presión respectivamente.

ψ_{π} y ψ_m son cantidades negativas, mientras que ψ_p por lo general es positivo. La vacuola celular absorbe el agua siempre y cuando el ψ_v sea más negativo que el potencial del agua en la solución lavadora (ψ_e). La subida del agua diluye la savia vacuolar y eleva el ψ_{π} (es decir que se convierte en menos negativo y al mismo tiempo, debido a que la célula se hincha, también se incrementa el ψ_p (es decir que se convierte en más positivo). De este modo, el valor de ψ_v se incrementa hasta que se iguala con ψ_e en un punto que se detiene la subida del agua. Si la solución lavadora es agua pura ($\psi_e = 0$), al estar en equilibrio, $\psi_v = 0$ y la célula está completamente túrgida. Bajo tales condiciones:

$$-\psi_p = \psi_{\pi} + \psi_m$$

y ambas ψ_p y ψ_t , (presión de turgencia) están en su punto máximo.

Por otra parte, si la solución externa contiene sustancias disueltas (es decir $\psi_e < 0$) el equilibrio se establece a un volumen celular menor que el grado máximo, es decir, antes de que la célula alcanza una turgencia total. En este punto

$$-\psi_p = \psi_{\pi} + \psi_m - \psi_e$$

una solución en la que la célula se mantiene al mismo volumen como "en vivo" se dice que hay "isotónico" en la misma. Una solución hipertónica es una en la que una célula se contrae y una solución hipotónica es una en la que la célula se hincha.

La figura 2-2 ilustra en un diagrama los cambios que se efectuaron en ψ_v , ψ_π y ψ_p cuando se le permitió a una célula vacuolada de Nitella sp. que se hinchara o que se contrajera colocándola en soluciones sucrosas de variados potenciales osmóticos.

Se obtuvieron cálculos aproximados a través de observaciones microscópicas; ψ_π se calculó en cada punto de las estimaciones del volumen de la célula suponiendo que la cantidad de sustancias disueltas en la vacuola se mantenían en el mismo estado y que el volumen del citoplasma era insignificante; ψ_p se calculó por diferencia suponiendo que ψ_m era insignificante.

En la célula que se examinó el volumen en estado de turgencia era un 4% mayor que en la solución en la que ψ_p era reducido a cero (punto de la plasmólisis incipiente). El grado del cambio en el volumen que se observa en las diferentes células depende del grado de elasticidad de la pared, es decir, en su coeficiente elástico, ϵ . En algunas células lignificadas de parénquima el cambio en el volumen entre la turgencia completa y la plasmólisis incipiente es

sólo una fracción del 1% mientras que en las células que --
 tienen paredes muy extensibles, por ejemplo en las células
 protectoras, pudiera ocurrir un cambio en el volumen hasta
 de un 50%. Debemos notar que la curva para ψ_p es cóncava -
 en el eje horizontal; esto significa que mientras la célula
 aumenta cierto cambio en el volumen celular, produce progre-
 sivamente un efecto mayor sobre ψ_p hasta que la pared se en-
 cuentra totalmente extendida y en ese punto cesa la subida
 del agua. Por lo general las células jóvenes tienen pare--
 des más extensibles que las células maduras y mientras se -
 desarrollan, ψ_p se mantiene en un valor bajo de modo que la
 subida del agua continúe por un período prolongado.

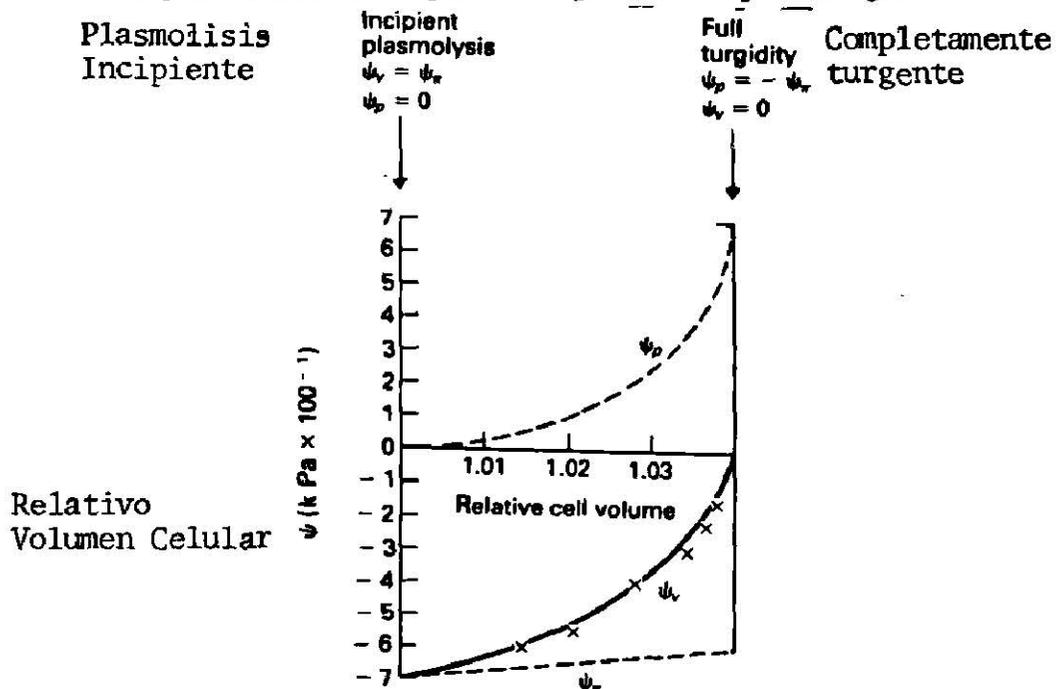


FIG. 2.2. Relación entre ψ_v , ψ_π , ψ_p y el volumen de la -
 célula en una planta vacuolada de *Nitella* sp. Nó-
 tese que ψ_v y ψ_π viene a ser menos negativas y
 ψ_p más positiva, que el aumento de la célula en
 volumen.

2.3 Plasmólisis

Si se coloca una célula vacuolada en una solución en la que el potencial del agua es tan bajo que no se alcanza el equilibrio cuando ψ_p baja hasta cero, el agua seguirá saliendo de la vacuola a causa de que el gradiente del potencial de agua aún existe. Primeramente la pared celular pudiera hundirse ligeramente a causa de la adhesión al citoplasma provocando que se lleve a cabo la evolución de un pequeño y negativo ψ_p pero si, como de costumbre, la sustancia disuelta es capaz de difundirse a través de la pared celular, la pared y el protoplasto comienzan a separarse, (plasmólisis incipiente). La pared vuelve a su condición no distorsionada ($\psi_p = 0$) y el protoplasma continúa a contraerse con la vacuola haciendo que las células pasen por el proceso de la plasmólisis (Fig. 2-3). El espacio que hay entre la pared celular y la plasmalema (llamado espacio intra-mural) es llenado con la solución externa en la que la vacuola continúa perdiendo agua hasta que ψ_v y ψ_e estén iguales. En este punto, en el que ψ_p equivale a cero, el ψ_π de la savia celular equivale a ψ_e , suponiendo que ψ_m y la presión hidroestática que resultan del citoplasma adjunto (presión citoplásmica, ψ_{cp}) sean insignificantes. Nunca se ha llevado a cabo una medición exacta en la presión citoplásmica en las células vegetales, pero se dice que las células de la sangre tienen una presión citoplásmi-

ca equivalente a 300 Pa aproximadamente y que las células vegetales plasmolizadas pudieran ser muy semejantes.



FIG. 2-3. Escala de bulbos de cebolla de células epidérmicas en 0.5M solución sucrosa. Observen que algunas, pero no todas las células son plasmolizadas.

En la plasmólisis el citoplasma puede adoptar una de varias formas, como se muestra en la figura 2-4. La plasmó

lisis convexa (Figura 2-4a) ocurre generalmente en células maduras y parece estar relacionada con una viscosidad citoplásmica relativamente baja así como con una fácil separación de la pared del citoplasma. En la plasmólisis cóncava (Figura 2-4b), en la que el citoplasma puede adoptar una variedad de formas irregulares, la plasmalema se adhiere a la pared en varios puntos, probablemente en la región de la plasmodesmata.

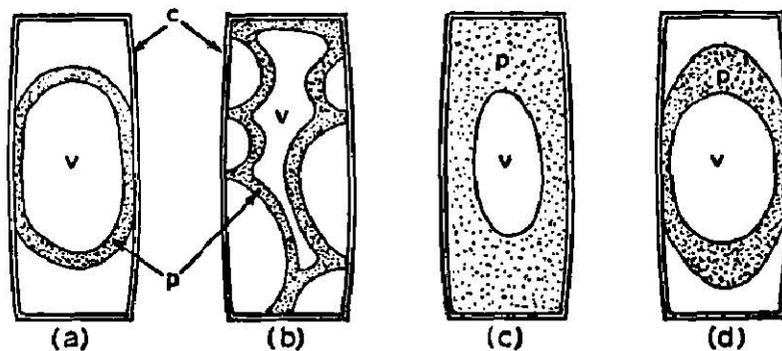


FIG. 2.4. Tipos de plasmólisis (a) convexa, (b) cóncava, (c) Tonoplasto, (d) de Casquete Cap. c = pared celular; p = protoplasma; v = vacuola.

Las sales de calcio provocan a menudo una plasmólisis cóncava, mientras que las sales de potasio por lo general causan una plasmólisis convexa. La plasmólisis cóncava a menudo se transforma en convexa cuando la plasmólisis es prolongada. En las células plasmolizadas, algunas veces pueden verse muchas fibras finas de citoplasma (fibras de Hecht) extenderse entre la pared y la superficie citoplásmi

ca.

El hecho de que el citoplasma se separa de la pared celular en la plasmólisis demuestra que mientras la pared permite el paso de agua y sustancias disueltas a través de ella, la capa del citoplasma actúa como una membrana semi-permeable. Las propiedades de la semi permeabilidad pudieran estar relacionadas con el plasmalema o con el tonoplasto o con ambos.

Si sólo estuviera involucrada el plasmalema el volumen del citoplasma disminuiría en la plasmólisis al mismo grado que la vacuola. Por otra parte, si el tonoplasto constituyera la única membrana funcional, sólo la vacuola se contraería y el volumen del citoplasma disminuiría por consiguiente. Esto ocurre en la plasmólisis del tonoplasto (Fig.2-4c) lo cual pudiera ser ocasionado por el tratamiento de las células con ciertas soluciones, por ejemplo con el tiocinato de potasio. Aparentemente, este tratamiento destruye las propiedades de la semi-permeabilización de la plasmalema y parece mostrar que el tonoplasto es, asimismo, permeable. A diferencia de la plasmólisis cóncava y convexa, la plasmólisis del tonoplasto no puede ser invertida y posiblemente esto se deba a que el citoplasma ha sido estropeado irreversiblemente. La plasmólisis de casquete es una condición intermedia en la cual el citoplasma se hincha en los extremos de la célula (Figura 2-4d). Esta observación puede explicarse me-

jor dando por asentado que el plasmalema así como el tonoplasto, es semi-permeable. Algunas células plasmolizadas pueden permanecer vivas por un período indefinido y si el proceso de desplasmolización se lleva a cabo lentamente, pueden volver a su estado normal sin sufrir daño aparente. Cuando se conservan las células en la solución plasmolizante por un largo período, generalmente comienzan a sufrir la desplasmolización ya que las sustancias disueltas se acumulan en el medio ambiente y esto reduce el ψ_{π} y el ψ_v . Dicha recuperación ilustra una característica de la capa citoplásmica que la distingue de una membrana muerta semipermeable, es decir, su habilidad para efectuar el transporte de sustancias disueltas activamente. Aunque el citoplasma posee gran resistencia a la penetración pasiva de muchas sustancias disueltas, los iones y algunas moléculas orgánicas pueden penetrar a través del mismo en una forma unidireccional a pesar del gradiente electroquímico existente, aunque lo hacen a una velocidad menor en comparación con el movimiento de agua (ver SUTCLIFFE y BAKER 1974).

Las soluciones que contienen sustancias disueltas que pueden difundirse pasivamente en las vacuolas celulares o que se acumulan activamente, no son agentes de plasmolización tan efectivos como las soluciones que contienen sustancias disueltas que no efectúan la penetración. Es posible hacer un cálculo aproximado de la velocidad a la que se

efectúa la penetración pasiva de las sustancias disueltas en las células comparando el grado de la plasmólisis ocasionada por las soluciones iso-osmóticas que contienen sustancias disueltas penetrantes y no penetrantes (ver coeficiente de reflexión).

Hay ciertas sustancias disueltas, como algunos tipos de alcoholes, que entran en la célula tan rápidamente que no se efectúa la plasmólisis. No obstante, hay otros como el polietilenglicol (PEG), en el cual las moléculas son demasiado grandes para pasar a través de la pared celular. -- Las soluciones concentradas de dichas sustancias no pueden producir la plasmólisis debido a que la pared celular es semipermeable; por el contrario, hacen que la pared celular se destruya si el agua continúa saliendo después de que el ψ_p alcanza cero. Este fenómeno llamado "citórrisis", ocurre algunas veces cuando se coloca a las células en soluciones fuertes que contienen sustancias disueltas de penetración lenta como la sucrosa, posiblemente debido a que el citoplasma se adhiere tan fuertemente a la pared celular que no se separa de la misma sino que la atrae mientras se contrae el protoplasto. La citórrisis también ocurre cuando el abastecimiento de agua a un tejido, como el de una hoja, es interrumpido y se deja secar en el aire. El aire no puede penetrar entre la pared y el citoplasma para permitir la plasmólisis, pero el gradiente del potencial del agua entre

el tejido y el aire es suficiente como para causar la destrucción de las células cuando ya se ha evaporado una cantidad suficiente de agua.

La plasmólisis es un suceso muy extraño en la naturaleza ya que las células no siempre se encuentran rodeadas de soluciones de un ψ_{π} más bajo que el de la savia vacuolar. Las células de las raíces de plantas que han sido adaptadas para crecer en soluciones de bajo potencial osmótico (alta presión osmótica), por ejemplo el agua de mar, contiene una savia vacuolar de más alta concentración. No obstante, si hay una rápida disminución de ψ_{π} en la solución externa, como podía suceder a causa de la evaporación del agua en una mina de sal en un clima caliente, las células posiblemente no tengan tiempo suficiente para ajustarse y ser plasmolizadas temporalmente.

2.4 Relaciones de agua en la parénquima.

Cada célula en un tejido se encuentra sujeta a presiones o tensiones que le imponen las células que la rodean, y por ese motivo, el potencial del agua de una célula después que ha sido aislada, es a menudo muy diferente del potencial de la misma célula en el organismo intacto. Si se sujeta una célula a cierta compresión ocasionada por las que la rodean, su ψ_p aumentará notablemente, y de igual modo, el ψ_w . A la inversa, si se estiran las células por su ad

hesión a los tejidos que las rodean, el potencial de la presión puede ser reducido, y en casos extremos, el ψ_p puede transformarse en negativo.

Las tensiones de los tejidos causan una curvatura en el extremo cortado de los tallos huecos así como en los tallos en florescencia como los del diente de león (taraxacum officinale) cuando se colocan en el agua. El potencial de la presión de las células que se encuentran en el interior del tejido es reducido al debilitar la tensión y el ψ_w desciende haciendo que las células absorban agua del medio ambiente y se hinchen a un mayor grado que las que se encuentran más cerca de la superficie y que no pueden expandirse debido a una cutícula endurecida.

Todas las células de un tejido en equilibrio tienen el mismo potencial de agua debido a que las que tienen inicialmente un ψ_w más negativo, extraen el agua de las células -- que se encuentran a su alrededor en las que el ψ_w es más alto. No obstante, debemos enfatizar que el potencial osmótico de la savia en las células individuales puede diferir a gran escala. Las células en equilibrio que tienen un bajo potencial osmótico tendrán por consiguiente una presión de turgencia más alta que las que tienen un alto potencial osmótico (ver la tabla 4).

TABLA 4. Valores aproximados de ψ_{π} y ψ_p (en K Pa) para tres células, A, B y C con diferentes valores de ψ_{π} , cuando dichas células se encuentran en equilibrio en agua y solución teniendo un potencial osmótico de -1000 K Pa.

(K Pa)		A	Células B	C
0	ψ_{π}	-500	-1000	-1500
	ψ_p	-500	-1000	-1500
-1000	V	100	100	100
	ψ_{π}	-1000	-1180	-1690
	ψ_p	0	-180	-690
	V	50*	85	89

* Célula plasmolizada.

Los valores de ψ_{π} y ψ_p para las células en la solución final son calculados de los volúmenes estimados de la vacuola, V, se expresa como el porcentaje de su valor cuando las células están en agua pura. Supuestamente, la relación de la ley del gas debe durar y el potencial mátrico debe ser insignificante.

2.5 Medición del potencial del agua.

El potencial del agua de una célula vacuolada es determinando en gran parte por el ψ_w , es decir, por el potencial del agua de la savia vacuolar. El agua es absorbida de una solución que contiene un potencial de agua más alto

y después es liberada a una solución de un potencial de agua más bajo que el de la savia. La mayoría de los métodos usados para efectuar una estimación del potencial del agua de una célula o tejido incluye una determinación del potencial de agua del medio en el que la célula o células ni absorben ni pierden agua. Es difícil o tal vez imposible determinar el potencial del agua de las células en una planta multicelular intacta y, debido a que el potencial comienza a cambiar inmediatamente después de ocurrir la extirpación, por ejemplo a causa de la liberación de las tensiones en los tejidos o de la evaporación, etc. las mediciones que se efectúan en un tejido aislado son sólo cálculos aproximados de los valores en ese sitio. Es muy importante efectuar la medición lo más pronto posible después de la extirpación.

Los métodos que se describirán a continuación han sido usados con éxito para medir el potencial del agua de las células, tejidos y órganos.

2.5.1 Métodos de volumen.

A principios del siglo XX Ursprung y Blum usaron un método basado en la medición de cambios en la dimensión lineal de células colocadas en soluciones de diferentes potenciales osmóticos. Para llevar a cabo su propósito se valieron del microscopio y pretendían determinar la "fuerza de -

succión" de cada una de las células. Dicho método ha sido modificado para permitir que sea calculado el potencial de agua inferior de una población de células. Las franjas de un tejido homogéneo, suponiendo que éste mida 2 cms. de largo por 2 mm de ancho, se extirpan del órgano de la planta, por ejemplo del tubérculo de una papa y se colocan sobre el portaobjeto del microscopio. La longitud de cada franja se mide con la mayor precisión posible usando una escala milimétrica. Después de esto, las franjas se colocan en una serie de soluciones de sustancias disueltas de penetración lenta como la sucrosa o el manitol durante una hora. Después se miden de nuevo las franjas y se hace un gráfico de los resultados. El potencial de agua de la solución en la que las franjas no cambian de longitud se toma como el mismo de las franjas (Figura 2-5).

Si la estructura de un tejido no es homogénea de modo que no puede hincharse o contraerse de un lado, por ejemplo por la presencia de una cutícula rígida o de células de pared gruesa, el potencial del agua de las células en el otro lado puede medirse basándose en el grado de curvatura que resulta cuando los pedazos de tejido se sumergen en soluciones de diferentes potenciales osmóticos. Una solución en la que un trozo de tejido lizo no se dobla tenía aproximadamente el mismo potencial del agua que el de las células bajo investigación. Para demostrar este método podrían ser -

útiles los segmentos de los entrenudos de los tallos de los guisantes, los tallos en florescencia del diente de león, - así como los pecíolos cortados longitudinalmente en cuadrantes.

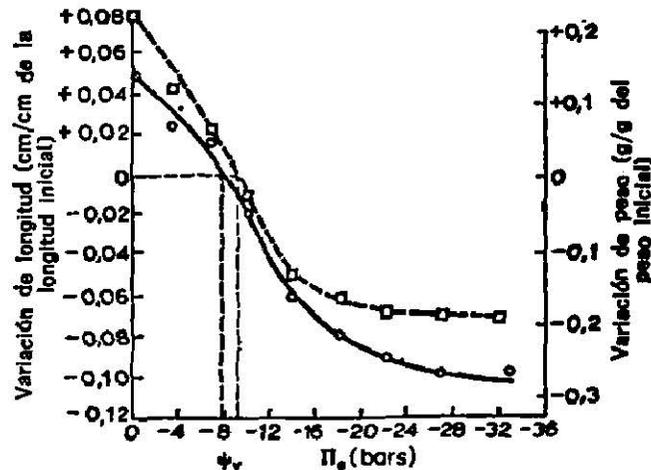


FIG. 2.5. Medida del potencial hídrico de tejido de patata por los métodos de volumen (□—□) y de pesada -- (○—○). (Datos de Meyer y Wallace, 1941).

2.5.2 Métodos gravimétricos.

Se pesan rápidamente finas tajadas de tejido sobre una balanza sensible y se colocan en una serie de soluciones -- graduadas de potenciales osmóticos conocidos de igual modo que en la sección 2.5.1. Después de alcanzar el equilibrio aproximadamente una hora después, el material experimental se traslada, se seca superficialmente entre papeles de filtro y se pesa de nuevo. La solución en la que no ocurre -- cambio alguno en el peso se considera como de un potencial

del agua correspondiente al del tejido. (Fig. 2-5).

La aplicación exitosa de este método depende de la rapidez con la que se llevan a cabo los pesajes y de la uniformación del procedimiento de secado. Se pueden obtener resultados satisfactorios en algunas ocasiones usando una balanza sensible resistente o un transductor de peso (ver IDLE, 1976) con lo cual sea posible pesar el tejido con rapidez. El método tiende a proporcionar un cálculo muy bajo de ψ_w ya que a menudo ocurre un desplazamiento de aire de los espacios intercelulares, lo cual causa un aumento de peso cuando el tejido es colocado en una solución que tiene el mismo potencial de agua que la savia vacuolar. Al igual que en el método de volumen, existe el riesgo de que penetre alguna sustancia disuelta en la vacuola durante el período de equilibrio, lo cual reduce el ψ_π y ψ_w .

Ambos problemas pueden evitarse si, en vez de sumergir el tejido en el agua, se le permite mantenerse en equilibrio en aire húmedo a varias presiones de vapor. La cantidad de agua que se traslada del tejido al aire o viceversa dependerá de la magnitud de la diferencia en el potencial de agua entre el tejido y el aire. Un problema que podría surgir al aplicar este método es que la temperatura debe ser controlada con suma precisión, ya que la relación entre el potencial de agua y la presión de vapor varía de acuerdo a la temperatura.

2.5.3 El método de Chardakov.

Los métodos que se han presentado en las secciones 2.5.1 y 2.5.2 son destinados para medir directamente los cambios en el contenido de agua del tejido cuando éste se coloca en soluciones de diferentes potenciales osmóticos. El movimiento del agua entre el tejido y la solución puede ser determinado de igual modo midiendo los cambios en la solución. Una manera sencilla de llevar a cabo lo anterior, consiste en colorear una serie de soluciones de sucrosa o manitol de potenciales osmóticos conocidos con un tinte tal como el azul de metileno. Las fracciones del tejido cuyo potencial de agua será determinado se sumergen primeramente en alícuotas sin manchas (por decir de 10 cm^3) de la osmótica y se mantienen en equilibrio por una hora aproximadamente. Luego se traslada el tejido y se añade una gota de la solución colorante del potencial osmótico correspondiente a través de una pipeta bajo la superficie de cada solución. Si el tejido absorbe el agua durante la inmersión, la concentración y por lo tanto la densidad de la solución se incrementarán de modo que la gota coloreada tenderá a elevarse, mientras que si el agua sale del tejido causando la dilución de la solución, la gota coloreada descenderá. El potencial osmótico de la solución en la que la solución coloreada se difunde sin tendencia a subir o bajar se considera igual al potencial del agua del tejido.

2.5.4 Un método refractométrico.

Un método alternativo para detectar los cambios en el contenido de agua en una solución en presencia del tejido - bajo investigación, consiste en medir los cambios en la concentración de una sustancia disuelta como la sucrosa por - medio de un refractómetro. STOCKING (1945) ideó un procedimiento para detectar el potencial del agua de las células - medulares de plantas intactas de cucúrbita por medio de es- te método. Se inyectan soluciones de azúcar en el pecíolo hueco o tallo y se sacan muestras a intervalos para análi- sis. Cuando no se observa cambio alguno en el índice de re- fracción se concluye que el potencial del agua de la solu- ción, es el mismo que el de las células que se encuentran - en la superficie interna en contacto con él.

2.5.5 Método Psicométrico.

El potencial de agua de una fracción de tejido puede - medirse en la misma manera que el potencial osmótico de una solución usando un psicómetro termopar. El potencial del - agua del tejido puede ser calculado midiendo la temperatura del tejido del cual el agua se evapora en aire húmedo y comparándola con la temperatura de soluciones de potencial os- mótico conocido bajo las mismas condiciones. Este método es quizá el más preciso de todos los métodos disponibles para medir el potencial del agua. Ultimamente se han diseñado -

algunos psicómetros termopar que no están expuestos a errores causados por fluctuaciones en la temperatura. HOFFMAN y RAWLINGS (1972) han desarrollado un psicómetro termopar para uso en el campo con el cual el potencial de agua de hojas intactas unidas a una planta puede ser medido con una precisión de + 100 K Pa.

2.5.6 Método a base de cámaras de presión.

En este método se coloca una hoja o bien un retoño frondoso en una cámara capaz de soportar presiones de 5000 K Pa o aún más con el extremo cortado de un pecfolo o tallo saliendo a través de un sello hermético de gas (Fig. 2-6). Un gas inerte como el nitrógeno entra bajo presión en la cámara y la presión se incrementa hasta que el líquido aparece en la superficie cortada. En este punto se considera que se ha establecido el equilibrio entre las células de la hoja y la savia del xylema y la presión de gas contrarresta exactamente el potencial de agua de las células de la hoja. El potencial osmótico de la savia del xylema se considera insignificante y la conductividad hidráulica se considera tan alta que el gradiente del potencial del agua dentro del tejido es insignificante.

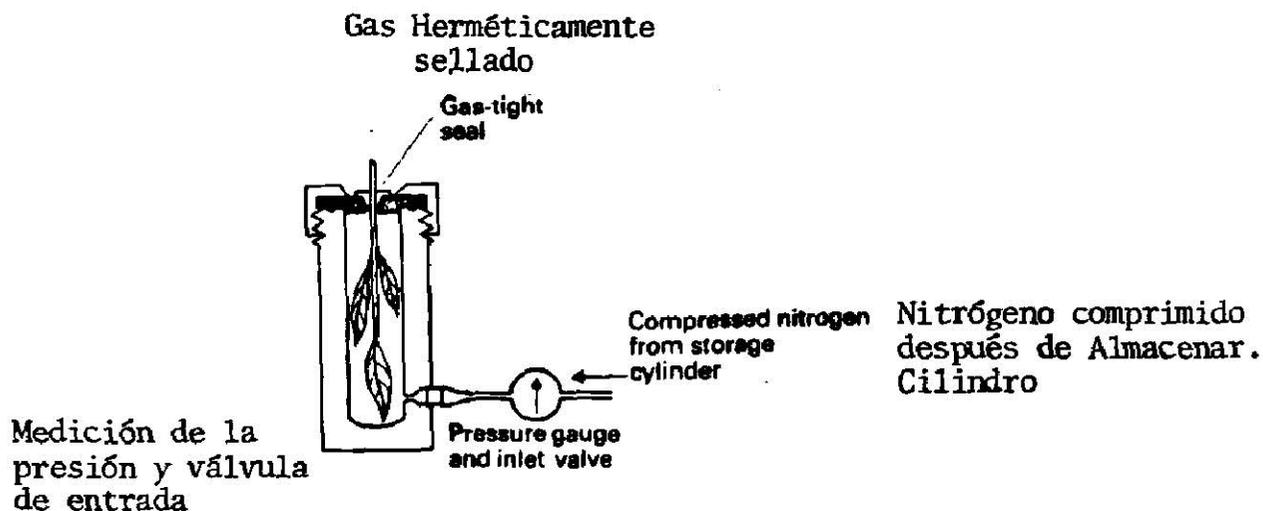


FIG. 2.6. Sección cruzada a través de una cámara de presión usada para medir el potencial del agua de un retoño frondoso.

2.6 Medición del potencial osmótico.

2.6.1 Métodos que incluyen la extracción de la savia.

La savia incontaminada puede extraerse de las vacuolas de los coenocitos algales (por ejemplo los de la Valonia -- Spp. que pueden tener un volumen de varios cms^3 por medio de una pipeta o una microjeringa. Se puede obtener savia completamente pura de las células grandes de la alga Nite-lla de agua fresca simplemente cortando un filamento en un extremo de una célula y exprimiendo el líquido para luego colocarlo en una superficie resbaladiza con la ayuda de un tubo de cristal como se saca la pasta dental de un tubo.

La extracción de savia incontaminada de células de plantas de mayor altura presenta una dificultad mucho mayor. Un método complejo para obtener la savia de los tubos cribadores en el floema de una planta intacta, es haciendo uso -

de los áfidos. Para alimentarse, un áfido inserta sus púas en un manojito vascular y localiza un tubo cribador. Si se rompen las púas, una gotita de floema se exuda a través de la porción que ha quedado en la planta.

Este método no tiene una aplicación general y es difícil elaborar micropipetas lo suficientemente finas para extraer savia de las células. El método empleado más comúnmente en las células de el parénquima es extraer savia de cierto tejido bajo presión. Deben tomarse precauciones para evitar que las células se rompan y este procedimiento se efectúa colocando pilas de discos de hojas o rodajas de tejido bajo presión y apretándolas gradualmente desde la parte de arriba. Si las membranas citoplásmicas permanecen intactas y semipermeables, sólo el agua puede salir, de modo que el tejido se congela y se derrite primeramente para hacer a las membranas permeables a las sustancias disueltas. Un riesgo al emplear esta técnica es que la savia vacuolar podría estar contaminada con los constituyentes citoplásmicos. Este problema no es grave cuando la proporción del citoplasma en relación al volumen vacuolar es inferior como se da el caso en las células de el parénquima.

El potencial osmótico de la savia extraída puede ser determinada por medio de crioscopia, usando algún tipo de osmómetro o bien por medio de la psicometría.

2.6.2 El método plasmométrico.

Este método que fue ideado por Hugo de Vries ha sido usado extensamente por el fisiólogo alemán K. Hufler, y su uso es aplicable a las células individuales. Su función es la de determinar el volumen inicial de la vacuola (V_t) y después de la plasmólisis (V_p) en una solución de potencial osmótico conocido (ψ_e). El potencial osmótico de la savia original (ψ_π) se calcula en ese caso en base a la fórmula

$$\psi_\pi = \psi_e \times \frac{V_p}{V_t}$$

asumiendo que el potencial del agua de la savia en equilibrio en la célula plasmolizada es igual a ψ_π , es decir que la presión citoplasmática y el potencial mátrico son insignificantes y la relación van't Hoff tiene validez. Se asume que no hay penetración de sustancia disuelta, es decir, que el coeficiente de reflexión es la unidad.

Este método sólo puede aplicarse con exactitud razonable en células de forma aproximadamente regular, por ejemplo en esferas, cubos o cilindros y cuando el protoplasto plasmolizado adopta una forma regular de modo que su volumen vacuolar puede ser calculado a partir de la medición de las dimensiones lineales bajo el microscopio. Algunas veces es posible, como en ciertas células epidermales en las escamas del bulbo de la cebolla (Fig. 2-3), tratar a la

célula como cilindro y al protoplasto plasmolizado como cilindro con extremos hemisféricos. El volumen de la vacuola de la célula túrgida (V_t) se obtiene por medio de la fórmula:

$$V_t = \pi r_t^2 l_t$$

y para la célula plasmolizada:

$$V_p = \pi r_p^2 \left(l_p - \frac{2}{3} r_p \right)$$

donde $\pi \approx 3.14$; l_p y l_t , son las longitudes de la vacuola en la célula plasmolizada y túrgida respectivamente y r_p y r_t son los radios correspondientes.

En la práctica es recomendable plasmolizar una población de células en el tejido bajo investigación y entonces seleccionar células particulares para la determinación de entre las que tienen forma regular y que se han plasmolizado en una manera adecuada. En las células epidérmicas de la cebolla que poseen coeficientes elásticos bastante bajos, V_t que puede calcularse con suficiente precisión estimando l_t de la posición de las paredes celulares en las células plasmolizadas (Fig. 2-3) y r_t puede considerarse igual a r_p . Cuando el aspecto de la vacuola no cambia considerablemente durante la plasmólisis, por ejemplo si la célula túrgida tiene extremos de algún modo esféricos y si sólo se requiere de un cálculo aproximado de ψ , no hay necesidad de calcular los volúmenes y V_p/V_t pueden reemplazarse por

l_p/l_t los cuales pueden ser expresados en unidades arbitrarias, por ejemplo en las divisiones en la escala del micrómetro.

2.6.3 El método de plasmólisis restrictiva.

Este método se basa en la suposición de que en una plasmólisis incipiente, el potencial osmótico de la savia celular es igual al del medio exterior, es decir que ψ_p es cero y ψ_m y ψ_c son lo suficientemente pequeños como para ser ignorados. Ya que es difícil juzgar con precisión el punto de plasmólisis incipiente en las células individuales, el método es de gran utilidad, mayormente al calcular el potencial osmótico promedio de la savia en una población de células en un tejido homogéneo. Las muestras del tejido (delgadas, de 0.5 mm), se colocan en soluciones de potencial osmótico conocido y se les permite alcanzar el equilibrio. Este proceso requiere generalmente de 30 minutos aproximadamente. Después de esto dichas muestras se examinan con un microscopio y se toma nota del porcentaje de las células visiblemente plasmolizadas. Más tarde se elabora un gráfico de los resultados, (Fig. 2-7) y el potencial osmótico correspondiente al 50% de la plasmólisis se considera igual al del valor promedio de la savia vacuolar en la plasmólisis incipiente. Para convertir este valor al potencial osmótico de la savia en una célula turgida, es neces-

rio hacer una corrección en la diferencia en el volumen de la vacuola en las dos condiciones. Si ψ_{π} ; es el potencial osmótico de la savia durante la plasmólisis incipiente y V_i es el volumen de la vacuola en este punto, y suponiendo que la relación van't Hoff es:

$$\psi_{\pi_t} = \psi_{\pi_i} \times \frac{V_i}{V_t}$$

cuando ψ_{π_t} y V_t son respectivamente el potencial osmótico y el volumen de la savia en la célula túrgida. V_i/V_t pueden calcularse aproximadamente a partir de la proporción de los pesos de un trozo de tejido cuando se encuentra en equilibrio en soluciones que causan la plasmólisis incipiente y en agua pura. El valor de V_i/V_t depende del coeficiente elástico del tejido y en algunas muestras de tejido de remolacha roja el coeficiente es de 0.95. aproximadamente.

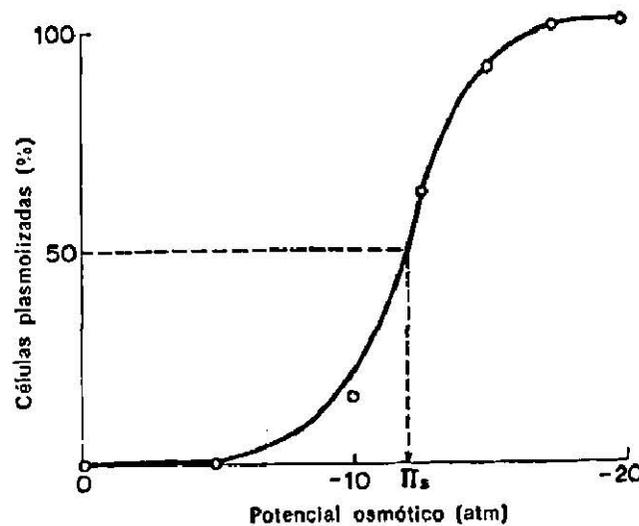


FIG. 2.7. Determinación de lo que significa el potencial osmótico de la savia vacuolar por el método de la plasmólisis limitante.

Debido a los errores inherentes en los métodos disponibles, resulta imposible determinar con exactitud el potencial osmótico de la savia vacuolar en su sitio. El término "valor osmótico" en algunas ocasiones se aplica a los cálculos del potencial osmótico que se hacen especialmente en los casos donde el potencial mátrico ha sido ignorado. Puede esperarse que el valor del potencial osmótico determinado por diferentes métodos tenga diferencias debido a los diversos errores inherentes en cada método.

2.7 Medición del potencial mátrico.

Dos de los métodos para calcular el potencial osmótico que han sido descritos en la sección 2.6 (secciones 2.6.2 y 2.6.3) sirven para medir $\psi_{\pi} + \psi_m$ y debe asumirse que ψ_m es imperceptible para los métodos que se usan para calcular ψ_{π} . Por otra parte, ψ_m , aunque grande, no constituye notablemente a la depresión del punto de congelación o a la determinación psicométrica de ψ_{π} en savia extraída, a menos que la savia esté contaminada con materiales citoplásmicos. Un método para calcular el potencial mátrico es comparando el potencial de agua de savia vacuolar con el del mismo tejido después que ha sido congelado y descongelado. Las mediciones del potencial del agua pueden efectuarse adecuadamente usando un psicómetro termopar. Debido a la pérdida de permeabilidad de las membranas, ψ_p es reducido a cero -

en el tejido y $\psi_v = \psi_\pi + \psi_m$. Ya que el potencial del agua de la savia extraída corresponde primordialmente a ψ_π , cualquier diferencia entre las dos determinaciones puede atribuirse a ψ_m .

Una variación de este método es usar una cámara de presión para medir el potencial de agua de una hoja o de un retoño frondoso que ha sido congelado y descongelado, ya que la permeabilidad de las membranas ha sido destruída, el agua que queda se mantiene por las fuerzas mátricas solamente. La presión que se aplica y que sólo causa que el agua salga es por lo tanto numéricamente igual (pero contraria en signo) al potencial mátrico.

Los potenciales mátricos son comúnmente -10 K Pa o más altos en los tejidos vacuolados de modo que no es arriesgado pasarlos por alto. Se han obtenido valores mucho más negativos de ψ_m en tejidos que contienen una alta proporción de células menos vacuoladas, por ejemplo en las puntas de las raíces y en las hojas nuevas. Los tejidos de las xerofitas tienen potenciales mátricos altamente negativos especialmente cuando se encuentran bajo presión de agua. Lo anterior sucede debido a que las grandes cantidades de materiales mucilaginosos asociados con las paredes celulares embeben el agua con fuerza. Los potenciales mátricos más bajos de todos pueden encontrarse en las semillas secas donde pueden descender hasta -10^5 K Pa o menos.

2.8 Medición del potencial de presión y del coeficiente de elasticidad.

Hasta hace poco el potencial de presión sólo podía ser determinado indirectamente usando la siguiente ecuación:

$$\psi_v = \psi_{\pi} + \psi_m + \psi_p$$

después de efectuar la medición de los otros tres parámetros.

Un método para medir ψ_p directamente y que ha sido -- aplicado con éxito en células algales grandes (GREEN y SANTON, 1967) es fundir un extremo de un tubo capilar e insertar el extremo abierto en la vacuola. Después puede calcularse la presión de turgencia que hay en la célula con base en la compresión de aire en el tubo. STENDLE y ZIMMERMANN (1974) han ideado una sonda de presión por medio de la cual se hace posible la medición de la presión de turgencia directamente en las células grandes (Figura 2-8).



FIG. 2.8. Medición de la presión de turgencia de una célula la por medio de una prueba de presión.

Del mismo modo es posible aplicar presiones hidrostáti

cas conocidas a los contenidos vacuolares y con base en los cambios ocurridos en el volumen celular (V) cuando se ha alterado la presión (P), el coeficiente elástico puede calcularse por medio de la siguiente fórmula:

El cambio en el volumen en una célula de pared rígida (pequeño ϵ) causado por cierto cambio en la presión será muy insignificante, mientras que en una célula con paredes muy elásticas (alto ϵ) habrá un cambio muy notable en el volumen por el mismo cambio de presión. Burstrom (1971b) ha descrito un método para calcular ϵ midiendo la frecuencia de resonancia de un trozo de tejido. A un material como un pedazo de tallo se le cierra un extremo y se le hace vibrar insertando un pedazo de alambre de acero en el extremo libre y colocando el tejido en el campo de un electroimán al que se le aplican corrientes alternas de diferentes frecuencias.

2.9 Medición del coeficiente de reflexión (σ)

Hemos llegado a la conclusión de que las membranas celulares son permeables al agua pero son totalmente impermeables a las sustancias disueltas. De hecho, no son semipermeables por completo, ya que muchas sustancias disueltas pueden penetrar pasivamente, aunque muchas de ellas lo hacen solo muy lentamente. El coeficiente de reflexión es una medida de penetración de sustancias disueltas a través

de una membrana que es bastante permeable al agua. Si la membrana es completamente permeable a las sustancias disueltas σ es cero, y si por el contrario, la membrana es completamente impermeable a dichas sustancias, el coeficiente de reflexión es uno. De modo que para las membranas de diferentes grados de permeabilidad σ tiene valores entre 0 y 1.0, dependiendo de las permeabilidades específicas para las diferentes sustancias disueltas y el agua. El coeficiente de reflexión puede ser determinado por medio de los valores de ψ_{π} medido crioscópicamente en la savia extraída y plasmolíticamente después que se ha efectuado la tolerancia para ψ_m , es decir:

$$\sigma = \frac{\psi_{\pi} \text{ (crioscópicamente)}}{\psi_{\pi} \text{ (plasmolíticamente)}}$$

Dependiendo de la velocidad a la que penetran las sustancias disueltas, ψ_{π} , determinando plasmolíticamente será inferior a ψ_{π} determinado crioscópicamente. Se han observado valores de σ desde 0.6 hasta 0.7 en la sucrosa en algunos tejidos mientras que los valores en el manitol varían desde 0.8 hasta 0.9. Si la sustancia disuelta penetra tan rápido que las células no plasmolizan ψ_{π} (plasmolítico) $\rightarrow \infty$ y $\sigma \rightarrow$ cero, Otro método para determinar el coeficiente de reflexión por medio de la medición de la osmosis transcelular se describe más adelante.

2.10 Medición de la conductividad hidráulica.

En las mediciones del potencial de agua y potencial osmótico que se han descrito anteriormente debe permitirse el tiempo suficiente para que la resistencia del tejido de la planta al movimiento del agua no afecte la medición. No obstante, al igual que otros materiales, las membranas celulares presentan una resistencia finita al movimiento de agua aunque éste sea bajo, y es de interés conocer cuál pueda ser dicha resistencia o conductividad hidráulica, L_p . Comúnmente sólo es posible medir la conductividad hidráulica para la pared celular, la plasmalema, el citoplasma y el tonoplasto junto y en serie. Generalmente se considera que la pared celular posee una conductividad muy alta (baja resistencia) y que el L_p medido es de la capa citoplásmica. Sin embargo, se dan casos, como en las células suberizadas donde la resistencia de la pared celular al movimiento del agua puede ser muy alta, de modo que deben tomarse medidas de precaución al interpretar los resultados.

Los métodos para determinar L_p se basan en la ecuación: $J_v = L_p \cdot \Delta \Psi$, donde J_v es el flujo de agua en la vacuola - en $\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^2 \text{ s}^{-1}$; $\Delta \Psi$ es la diferencia en el potencial de agua en Pascales; L_p es en $\text{cm S}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$. La conductividad hidráulica se determina con mayor facilidad en células plasmolizadas. A un tejido se le permite plasmolizar en una solución de cierto potencial osmótico, Ψ_{π} , y después se le

traslada rápidamente a otro plasmolítico con un potencial osmótico de ψ_{π_2} . El agua entra o sale de la vacuola plasmolizada dependiendo de que ψ_{π_2} sea superior o inferior a ψ_{π_1} , y el protoplasto plasmolizado se hincha o se contrae a una velocidad que depende de la magnitud de $(\psi_{\pi_1} - \psi_{\pi_2})$ y en el valor de L_p . La conductividad hidráulica, por consiguiente, puede ser determinada por medio de observaciones en la velocidad del cambio en tamaño de los protoplastos -- plasmolizados cuando son transferidos de una solución a -- otra. Hofler usó este método en una gran variedad de células y obtuvo valores de L_p que varían desde 0.5×10^{-9} hasta $2.0 \times 10^{-8} \text{ cm S}^{-1} \text{ K Pa}^{-1}$.

Es posible que la conductividad hidráulica de la capa citoplásmica en las células plasmolizadas sea diferente a -- la de las células normales turgentes y por esta razón es necesario medir L_p en células no plasmolizadas en las cuales el método de Hofler es inaplicable. Un método para determinar L_p y que puede ser utilizado en las células gigantes -- alargadas de plantas como la Nitella fue ideado por KAMIYA y TAZAWA (1956); éste es el método de la ósmosis transcelular. Se coloca la célula en una cámara doble con medio sello hermético de agua aproximadamente a cada lado entre los dos compartimientos (Figura 2-9). Una cámara, la cámara A, está abierta y la otra, la cámara B, está cerrada y tiene -- un tubo capilar adherido a ella de modo que los cambios en

el volumen en esta cámara pueden ser medidos con precisión. Primeramente se permite a la célula alcanzar el equilibrio con el agua de grifo o bien con la solución de cultivo diluida en ambos compartimientos a una temperatura constante. La solución en la cámara A cambia rápidamente por una solución de manitol u otra substancia disuelta de penetración lenta en una concentración no plasmolizante. Toda la célula actúa como membrana semi-permeable y el agua comienza a fluir a través de ella desde el compartimiento cerrado hacia la cámara abierta a una velocidad que puede medirse observando la velocidad de movimiento de la burbuja de aire.

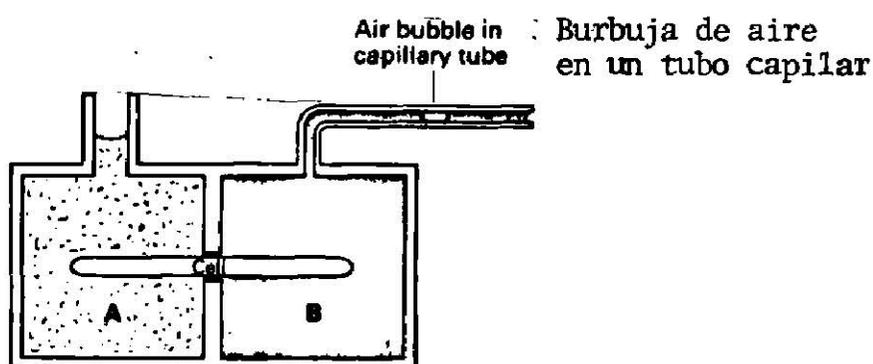


FIG. 2.9. Medición de la conductividad hidráulica por el método osmótico transcelular.

A partir de la velocidad inicial del flujo, J y L_p pueden calcularse de la ecuación:

$$J = L_p \frac{A_1 A_2}{A_1 A_2} \Delta \Psi \pi$$

donde A_1 y A_2 son las áreas de la superficie celular en ca-

da uno de los compartimientos y $\Delta\Psi\pi$ es la diferencia en el potencial osmótico entre los dos lados. Este método ha proporcionado valores de $1 - 3 \times 10^{-7} \text{ cm S}^{-1} \text{ K Pa}^{-1}$ para las células de varios miembros de la Characeae (DAINTY y GINZBERG, 1964). Es decir que son de 10 a 100 veces más permeables que las células plasmolizadas de la parénquima que fue examinada por Hofler.

La ósmosis transcelular puede ser utilizada de igual modo para medir el coeficiente de reflexión. La velocidad del transporte de agua a través de la célula es medida primero con una sustancia disuelta no penetrante y después con la sustancia cuyo coeficiente de reflexión va a medirse. La proporción de la última con respecto a la primera proporciona el valor correcto.

Un método ideal para medir la conductividad hidráulica es el uso de agua marcada con isótopos, deuterio (^2H) o tritio (^3H). Si un tejido es equilibrado en agua espesa y luego transferido a agua ordinaria, la velocidad de intercambio de las moléculas de agua puede calcularse a partir del cambio en la densidad. Con esta técnica surge una serie de problemas:

(1) Debe asumirse que las velocidades de transporte de las moléculas del agua pesada son las mismas velocidades del agua ordinaria y que el agua marcada no interfiere con las propiedades de las membranas celulares.

(2) El método depende del agua celular y del medio externo bien mezclados. Este caso no se presenta siempre, especialmente al tratarse de las células de las plantas y el intercambio del isótopo parece verse limitado por la presencia de capas de agua estables, en particular en la pared celular. Por estas razones, los isótopos aún no han sido aplicados satisfactoriamente al medir la conductividad de agua en las plantas.

2.11 Absorción activa del agua.

El finado profesor Bennet-Clark, F.R.S., y sus alumnos se encuentran entre los primeros que observaron que el potencial osmótico promedio de la savia celular que es determinado por el método de la plasmólisis limitada es a menudo inferior que el potencial determinado crioscópicamente en la savia extraída del mismo tejido (Tabla 5). La dilución de la savia vacuolar durante la extracción, la penetración del plasmólítico así como la inobservancia del potencial mático se encuentran posiblemente entre los factores contribuyentes. No obstante, Bennet-Clark sugirió que la discrepancia era una indicación de que el agua era transportada activamente hacia las células de las plantas por medio de un mecanismo que depende directamente de la energía metabólica (c.f. el transporte activo de las sustancias disueltas). Por algunos años, esta idea fue tomada muy seriamen-

te por los fisiólogos botanistas hasta que se descubrió que debido a que el citoplasma es muy permeable a la penetración pasiva del agua, se requeriría de una cantidad enorme de energía para bombear el agua contra gradientes de difusión existentes en las vacuolas de las células de la parénquima. LEVITT (1947) calculó que el total de energía disponible de respiración en una célula de remolacha roja sería insuficiente para mantener un gradiente de potencial de agua mayor que 100 K Pa. Hoy día por lo general se acepta el hecho de que es poco probable que exista un transporte de agua activo notable hacia las vacuolas de las células de el parénquima. Aún no se descarta totalmente la posibilidad de que el agua es transportada activamente en algunas células especializadas que pudieran tener una conductividad hidráulica baja.

Existe gran evidencia de que la absorción de agua en las células y tejidos está relacionada en cierto modo a la respiración, lo cual ha indicado en algunas ocasiones que ocurre la absorción de agua no osmótica. Las condiciones aerobias estimulan la absorción de agua en las raíces y la baja temperatura así como los venenos respiratorios la reducen. No obstante, estos tratamientos también afectan la estructura de las membranas citoplásmicas y por lo tanto puede esperarse que alteren su conductividad hidráulica y probablemente ésta constituye a la mayoría de los efectos que

hemos observado. Además la inhibición de la respiración reduce el transporte activo de las sustancias disueltas hacia la vacuola las cuales a su vez, pueden afectar ψ_{π} , y por lo tanto afectan indirectamente la absorción de agua.

TABLA 5. Una comparación de los potenciales osmóticos, ψ_{π} , de una savia vacuolar determinada por crioscópico, C, y por el método de plasmólisis limitante.

Tejido	muestra	C	LP (kPa)	LP-C
<u>Beta vulgaris</u> (Remolacha) raíz	A	-1570	-2290	-720
	B	- 960	-1220	-260
	C	-1210	-1800	-590
<u>Brassica hapobrassica</u> (Nabo) raíz	A	-1150	-1750	-600
	B	-1200	-1670	-470
<u>Begonia sempervirens</u> pecíolo	A	- 780	- 780	-240
	B	- 560	- 780	-220
<u>Caladium bicolor</u> pecíolo	A	- 590	- 640	- 50
	B	- 590	- 630	- 40

Algunos de los casos de movimiento de agua no osmótico pueden ser explicados por medio de la electro-ósmosis. Por ejemplo cuando se pone la trampa de una planta acuática insectívora (Utricularia spp.) (Figura 2-10), el agua sale de la vesícula hasta que el volumen de la misma se reduce a la mitad. Esto hace que la pared vasicular se derrumbe y se desarrolle un ψ_p negativo. Cuando un animal pequeño toca un pelo en la puerta de la trampa, ésta se abre liberando -

la tensión y la víctima es absorbida hacia la vesícula en una corriente de agua donde es digerida más tarde. Existe una diferencia potencial eléctrica entre las soluciones interna y externa a través de la pared vesicular (el exterior es negativo por aproximadamente 40 - 110 mv) y es posible que el agua es transportada hacia afuera de la vesícula por medio de la electrósmosis..

Se ha recurrido a la electro-ósmosis para explicar la observación de que las membranas de ciertas semillas son -- más permeables al agua en una dirección que en la otra. Para apoyar lo anterior, BRAUNER (1930) observó que si la testa de la semilla de una castaña de Indias (Aesculus hippo-castanum) es tratada con sulfato de potasio, la carga eléctrica de la membrana y la polaridad de la permeabilidad del agua son invertidas. No obstante, DAINTY (1963) sugiere -- que las diferencias en la velocidad del flujo de agua interno y externo a través de las membranas complejas podrían ser causado sencillamente por las diferencias en la hidratación - en ambos lados.

Son de especial interés los cambios rápidos en la turgencia que ocurre en las "células motoras" especializadas - en el lado superior de las hojas de la hierba. Dichos cambios hacen que éstas se doblen bajo condiciones secas. Lo mismo sucede en las células pulvinus de la planta sensible, "Mimosa Púdica". Varios trabajadores han concluido que la

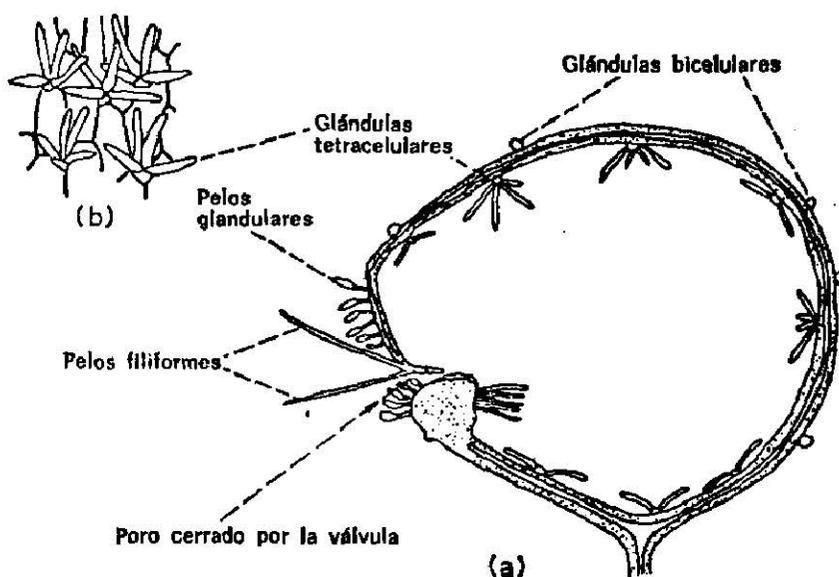


FIG. 2.10. a) Sección longitudinal de una vejiga de *Utricularia* sp. b) Superficie de la pared interna de la vejiga (Según Arber, 1925, vuelto a dibujar).

pérdida rápida de turgencia que ocurre en estas células se debe a la excreción activa de agua. WEINTRAUB (1952) afirmaba que las vacuolas contráctiles estaban relacionadas con este proceso, pero si bien su importancia es bien conocida en la regulación del contenido de agua en algunos protozoarios (por ejemplo la "amoeba") y las algas (por ejemplo la *Chlamydomonas spp.*) aún no se ha demostrado convincentemente la existencia de dichos órganos en células de plantas -- más altas. La pérdida rápida de turgencia en las células motoras de la "Mimosa Púdica" es acompañada por un escape masivo de potasio (cf. la pérdida de potasio de las células protectoras durante el cierre del estoma y casi puede asegu

rarse que la pérdida de agua se debe a un aumento repentino en la permeabilidad a los iones de las membranas celulares.

La excreción del agua en los hidátodos y otras glándulas parece ser un proceso pasivo que resulta ya sea por el desarrollo de la presión hidrostática en las células o bien por la excreción activa de las sustancias disueltas.

2.12 Relaciones de agua en las células en crecimiento.

Hasta el momento, este capítulo ha tratado de los cambios reversibles que ocurren en el contenido de agua de las células maduras cuando son transferidas de un medio ambiente a otro. Sólo en casos donde el estiramiento de las paredes celulares conduce a la deformación plástica y por consiguiente a un cambio en el coeficiente de elasticidad, se ocasiona un cambio permanente en el contenido de agua. La situación es muy diferente en las células en crecimiento donde sólo se puede establecer el equilibrio después de un largo período cuando eventualmente cesa el desarrollo.

Algunas personas tienen la idea equivocada de que la fuerza que hace que la célula se ensanche es una presión de turgencia y que la célula se revienta como si se tratara de un balón o un neumático. Esta idea fue favorecida en los años 50 por los eminentes fisiólogos botánicos, como K.V. Thimann y J. Bonner quienes sugerían que el ácido auxín, indol-3-acético (IAA) que estimula la expansión celular, ac-

túa por el estímulo del bombeo activo del agua hacia el interior de la célula. Aunque esta idea pronto decayó, cuando se encontró que el concepto del transporte del agua era insostenible, muchos libros de texto aceptados de fisiología botánica aún dan la impresión errónea de que la presión de turgencia es la responsable de la expansión celular según BURSTOM (1971) ha señalado recientemente. Es verdad -- que una célula no puede crecer a menos que sea túrgida, pero no existe una correlación cuantitativa entre las velocidades del crecimiento y la presión de turgencia. Por lo general, la presión de turgencia tiende a ser menor en las células que crecen rápidamente que en las que lo hacen lentamente y esto es lo contrario de lo que se esperaría si la presión de turgencia fuera la fuerza responsable del crecimiento.

El agua entra en una célula en crecimiento por la misma razón que lo hace en una célula flácida que no se encuentra en crecimiento, es decir, que hay un gradiente de potencial de agua entre la savia vacuolar y la solución externa. Dicho gradiente es mantenido mientras la célula está en crecimiento, ya que el crecimiento de la pared evita que ψ_p se eleve tan rápidamente como lo haría de otro modo. Por lo general se acepta el hecho de que el papel que desempeña el IAA al regular la expansión celular es el de controlar el crecimiento de la pared. De igual modo existe la posibili-

dad de que ψ_{π} sea disminuído en una célula en crecimiento a causa de la acumulación de sustancias disueltas, sin embargo, esto no es de gran importancia. Existen evidencias experimentales que indican que en una célula en crecimiento rápido, por ejemplo en la zona de expansión de una raíz, ψ_{π} realmente se incrementa durante el período de crecimiento - más rápido, debido a que el agua está siendo absorbida más rápidamente que las sustancias disueltas, asimismo hay evidencias que muestran que ψ_p es un factor más importante en la regulación de ψ_v que es ψ_{π} en esta etapa. A medida que comienza a declinar el crecimiento de la pared celular en - el área de la superficie y al mismo tiempo la misma se hace más gruesa, el ψ_p comienza a incrementarse más rápidamente hasta que se establece el equilibrio en la célula madura.

3. EL MOVIMIENTO DEL AGUA EN LAS PLANTAS

3.1 Camino del movimiento de agua.

De hecho el agua fluye en las plantas a lo largo de un potencial de agua que existe entre la solución de la tierra y el aire que lo rodea. A pesar de la complejidad de su estructura, la función que tiene la planta en la transportación del agua de tierra a aire no es diferente al de la pipa de donde sale el agua a través del bombeo. La principal fuerza motiva se encontraba fuera de la planta y no dentro de ella, sin embargo, como se vió en la sección 2, las fuerzas osmóticas son responsables de la acumulación de agua en las células.

El agua en las plantas puede dividirse en 3 diferentes fracciones en la cual el agua pasa en diferentes proporciones y a veces en diferentes direcciones. Estas fracciones son las siguientes:

I.- El agua que se encuentra en los lugares dentro de las paredes celulares y en las películas de agua que las rodean componen el apoplasma. Las cavidades llenas de agua en las células muertas tales como el xilema son incluidos en el apoplasma y es a través de él que el movimiento de agua a grandes distancias ocurre.

II.- El agua entre los protoplastos de las células individuales que son continuas dentro de una y otra vía plasmodesmata forman el simplasma. El agua que se encuentra en los tubos de tamiz en el floema es considerada como parte de esta fracción.

III.- El agua que se presenta en las vacuolas de las células vivientes, el agua es transportada de un lugar a otro dentro de la planta a través del gradiente de potencial causada, por ejemplo a través de la evaporación de las células de hojas por crecimiento o por la acumulación local de soluciones. El agua en las vacuolas y hasta cierto punto en el xilema, deberá considerarse como la reserva de provisión que se utiliza cuando hay poca agua y se vuelve a llenar cuando hay agua. Como ya se mencionó en la sección 2 las plantas pierden agua a través de la transpiración durante el día de lo que absorbe a través de las raíces, y vuelven a recuperar su deficiencia durante la noche (Fig. 1-2). También se hizo ver que el contenido del agua de los árboles decíduos con frecuencia caen progresivamente mientras que están en la hoja y se incrementa otra raíz después de que la hoja se cae.

A pesar de que algo del agua es removida de las vacuolas de las células vivientes en el tronco durante los períodos de alta transpiración, la mayoría provienen de la cavidad de los elementos del xilema muertos y las paredes celu-

lares que tienden a secarse.

Movimientos del agua a larga distancia en las plantas desde las raíces a las hojas que ocurren predominantemente - en el xilema, se le conoce como una corriente de transpiración. El movimiento ocurre en respuesta al gradiente de potencial del agua entre la superficie de evaporación y la solución de la tierra causada principalmente por la transpiración, pero es añadida por la presión de la raíz que resulta de la solución acumulativa en el xilema de la raíz.

Una cantidad relativamente pequeña de agua puede ser transportada por las largas distancias a través del floema y las fuerzas de manejo involucradas aún son inciertas. Es común que el gradiente de potencial de agua, creada por la acumulación de soluciones especialmente sucrosa en la savia del tubo del tamiz en un solo lugar; por ejemplo el de una hoja, y su traslado a cualquier otro lugar, sea responsable por parte de la transportación del agua en el floema, pero otros mecanismos tales como la electrósmosis, el bombeo peristáltico y la corriente citoplásmica han sido también involucradas.

Dicha transportación del agua como ocurre en el floema es con frecuencia, pero no siempre, en dirección opuesta de el xilema, dando lugar a una circulación de agua en la planta. El agua que provee a los órganos tales como los tubérculos de frutas y papas que no transpiran con facilidad es

probablemente a través del floema. Aún menos se sabe acerca de la transportación de agua a través del citoplasma no especializado de células del parénquima, por ejemplo, en la corteza de la raíz y la mesofilia de la hoja, que el de la transportación del floema. Parece ser que la resistencia de tal movimiento es juzgado por la amplia presión hidrostática que se requieren para llevar el agua a través del citoplasma de las células corticales en los sistemas de raíces impuestas (Mess y Weatherley, 1957). No es probable que mucha agua se mueva de una célula vacuolar a otra a través de la corteza de la raíz en respuesta al gradiente de potencial de agua. Esto es debido a la muy alta resistencia de este pasadizo comparada con la ruta simplástica incluyendo la transportación a través de la plasmalema, tonoplasto y el citoplasma interviniendo dos veces por cada célula que es atravesada.

El movimiento del agua del suelo en la corriente de transportación a través de una planta y dentro del aire que lo rodea puede ser comparado con un circuito eléctrico que consiste de resistencia y capacitadores (Fig. 3-1). El porcentaje de movimiento que existe en cada parte de este sistema catenario depende en el gradiente de potencial de agua y en la resistencia. Los capacitadores representan la habilidad de los tejidos de las plantas para almacenar el agua y darlo de acuerdo a las condiciones prevalecientes. Las

más grande resistencia y diferencia en potencial ocurre en las fases gaseosas entre las superficies de evaporación de las células de la hoja y el aire que lo rodea. El estoma tiene una influencia importante en esta resistencia y de ahí que ejerzan mayor control en el movimiento de agua en todo el sistema. Los cambios de resistencia, por ejemplo, el del xilema, tienen muy poco efecto al menos que haya un rompimiento severo de los elementos de conducción y los estomas estén abiertos. La resistencia del sistema de la raíz es con frecuencia de menor importancia, pero si la continuidad, entre el agua en la apoplasma de la raíz y en el suelo que la rodea es quebrantada la resistencia en las interfaces se aumentará enormemente. Es por esto que el transplante de grandes plantas se marchitan temporalmente.

Un incremento en el potencial de agua de el aire como resultado de un aumento de humedad y la disminución del suelo al secarse disminuye el gradiente de potencial de agua y reduce el movimiento de agua a través de el sistema. Pero el primer tratamiento disminuye la presión del agua pero el que sigue lo incrementa causando depresión de las reservas de agua dentro de la planta.

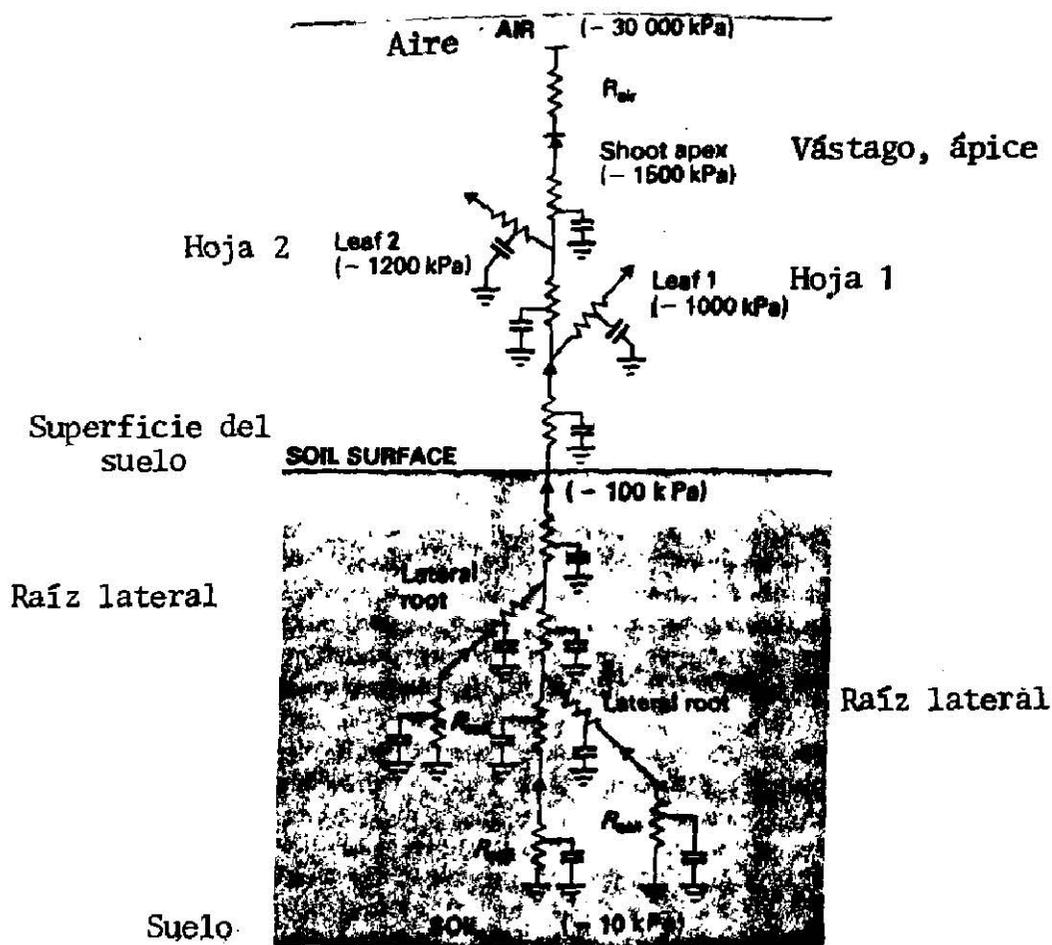


FIG. 3.1. Pasadizo de movimiento de agua del suelo hasta el aire a través de una planta, mostrando la resistencia que se encuentra en el suelo (R_{suelo}), --raíz, tallo, hoja y aire (R_{aire}).

Los capacitadores representan la capacidad de almacenamiento del suelo y las partes de la planta. Las figuras presentan la caída hipotética del potencial de agua en varias partes de el sistema.

3.2 Transportación del agua en el xilema.

3.2.1 La estructura del xilema.

En los helechos, la transportación del agua a la larga

distancia, en las gimnospermas y angiospermas ocurre principalmente a través de los residuos muertos de las células especializadas en el xilema, en los helechos y los gimnospermas, el xilema o madera está compuesta en gran parte por células o traqueidas en formas de agujas con sus largos axis paralelos a las de el tallo. Están arriba una de la otra y tienen gruesas paredes lignificadas. En los gimnospermas, las paredes de las traqueidas están perforadas con poros amplios característicamente formados los llamados hoyos bordeados (ver las Figuras 3-2a y 3-2b). Las traqueidas que pierden su contenido vital después de que se completa el crecimiento de las células membranosas, son esparcidas con las células del parenquima vivientes y también con las membranas lignificadas. Estas células están acomodadas en hojas que pasan radialmente a través de el tallo y que no estén involucradas en el transporte de agua longitudinal. El xilema de la mayoría de los angiospermas es más complicado que las gimnospermas que incluyen el xilema y aparte de las traqueidas y la parenquima algunas fibras alargadas de membrana gruesa que sirve para reforzar los tejidos y vasos que son los elementos importantes para la conducción de agua (Figura 3-3a). Los vasos están formados por una columna longitudinal de células (segmentos de vasos) en los cuales las membranas de conexión desaparecen durante el desarrollo para formar tubos abiertos. Algunas veces los vasos

pueden tener algunos largos metros como los árboles porosos tales como el Fresno (Fraxinus excelsior). Los hoyos que con frecuencia son elípticos y más numerosos que en los gimnospermas, ocurren en las paredes de los vasos contiguos -- creando las cavidades de los tubos continuos unos con otros (Figura 3-2b). No existen vasos en algunos angiospermas -- (e.g. Drimys) más lo contrario, los vasos se han encontrado en varios helechos grandes (Pteridium, aquilinum) pero no existe en ningún gimnospermo. Para información más detallada acerca de la estructura de la madera (consulte a Gemmell 1969).

La presencia de las células vivas en el tallo es por supuesto, indirectamente necesario para el movimiento del agua en cuanto a que los elementos de conducción con frecuencia funcionan por un período relativamente corto (vea abajo) y su reemplazamiento continuo depende de la actividad de las células vivas que cambian que se une a ellos.

3.2.2 La velocidad del flujo.

La cavidad del agua (Q) que se transporta a través de un tallo en tiempo unidad puede ser calculada de la fórmula $Q = Av$ en donde A es la área de sección de cruce de las cavidades a través del cual ocurre la transportación y v es la velocidad lineal.

Se puede estimar Q de las medidas de transpiración y -

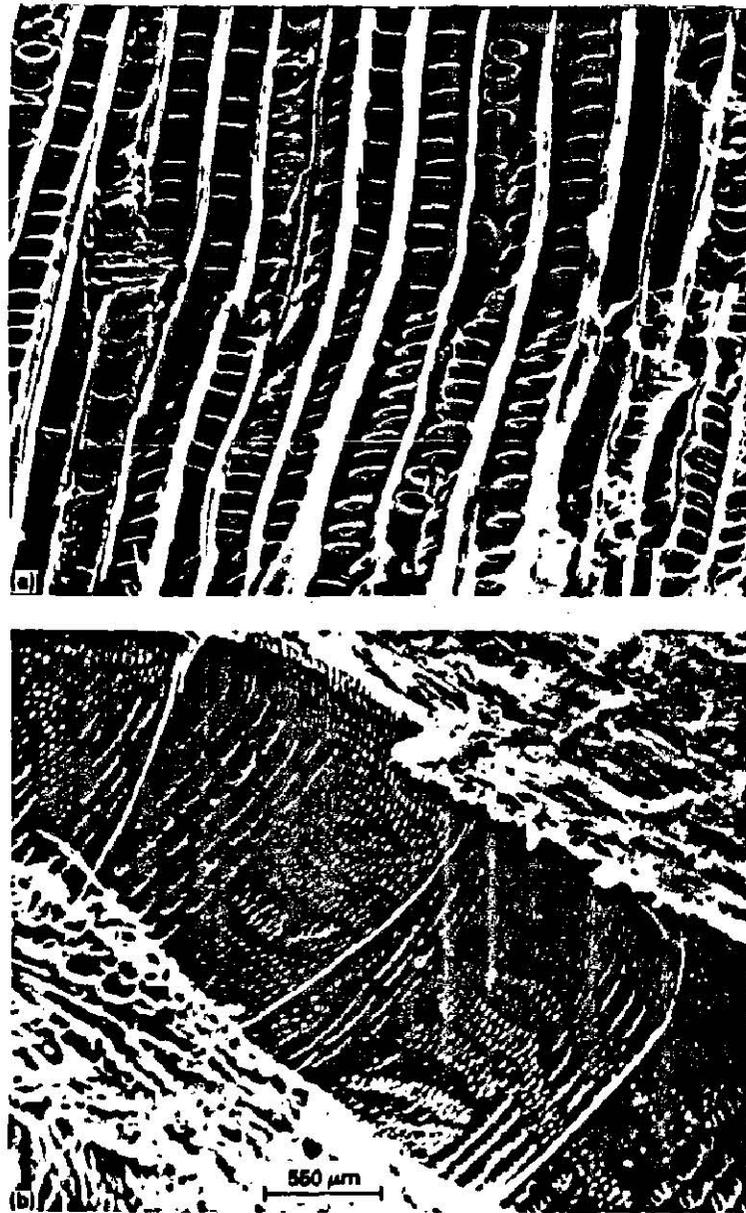


FIG. 3.2. La estructura del xilema en las plantas de semi-llas. Los electrones micrografos de exploración - de un "Pinus Strobus" (pino blanco) presentando - traquedias con numerosos bordeados presentados en la superficie sobre las paredes radiales. (b) - - "Quercus alba" (el roble) presentan un vaso grande en la superficie a la vista. Note los cementos de los vasos y los numerosos hoyos. (Fotografias tomadas por el Dr. M.C. Ledbetter, Depto. de Biología, del Laboratorio Nacional de Brookhaven en Long Island E.U.).

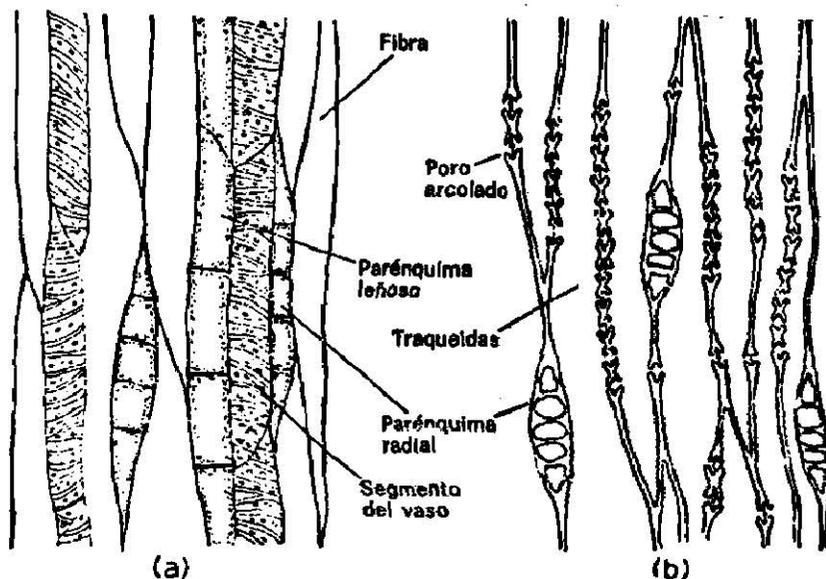


FIG. 3.3. Estructura del xilema en (a) un angiospermo (tibia), y (b) un gimnospermo (*Pinus*) como se presenta en la sección longitudinal.

si se conoce el ψ la área de sección de cruce de los canales de función puede ser calculado. Sachs (1887) intentó medir el ψ con solo observar el porcentaje de la transportación de iones de litio a través de los tallos de plantas in tactas después de que se aplicara a las raíces el nitrato de litio. Ultimamente, se han usado tintes fluorescentes y sustancias radioactivas en forma similar. En uno de los primeros experimentos que involucran la aplicación del isótopo radioactivo a las plantas, ARNON, STOUT y SIPOS (1940) encontraron que la radioactividad puede ser detectada en las hojas de una planta de tomate de rápida transpiración más de un metro de longitud, 40 minutos después de proveer el fosfato caracterizado ^{32}P a las raíces. Bajo las condi-

ciones de baja transpiración el tiempo que tomó el isótopo para llegar a las hojas fue mucho más.

Cuando el porcentaje de flujo de la corriente de transpiración es medida a través de la determinación del porcentaje del movimiento de una solución se mueven en el mismo porcentaje. Para confirmar esto es necesario medir el porcentaje de la transportación de agua solo. Esto puede lograrse inyectando el agua calificada "Tritium" dentro del xilema y comparar su porcentaje de movimiento con aquella del ion tal como el fosfato calificada ^{32}P .

3.2.3 La evidencia de que el agua es transportada en el xilema.

La evidencia circunstancial de que el xilema es el tejido principal involucrada en la transportación de agua de la raíz a las hojas de las plantas se ha obtenido de la observación que existe en una correlación entre el porcentaje de transpiración y la cantidad de xilema que provee a una hoja en particular. Existe poco xilema en las vainas de las hojas sumergidas de plantas acuáticas, lo contrario de aquellas hojas emergentes contienen un gran número de vasos y traqueidas. Las hojas de los mesófitas que transpiran relativamente rápido tienen envueltos vasculares típicamente con más xilema que lo que se encuentra usualmente en los xerófitos.

Una evidencia más directa que el xilema es el tejido responsable del movimiento de agua a través de los tallos, proviene de los experimentos de "ringing"*. Si una sección completa de la corteza es removida de un tallo de madera, dejando el xilema intacto, las hojas que se encuentran arriba del anillo permanecen turgidas, mientras que si una sección del xilema es removida, las hojas rápidamente se marchitan. En algunos casos la interrupción de el xilema en un lado del tallo impide que el agua entre a las hojas situado verticalmente arriba de el corte, pero las hojas que se encuentran insertadas en cualquier otra parte permanecen turgidas indicando que en este tipo de plantas existe muy poca transferencia lateral en el xilema. En algunos casos ciertas transportaciones laterales ocurren (vea sección 3.3 abajo).

En los experimentos de "ringing"* no muestran a través de que células en realidad pasa el agua en el xilema. El hecho de que los vasos sean tubos abiertos que fluyen a largas distancias sin interrupción, parece obvio que sean los canales principales para la corriente de transpiración cuando estos ocurren. Se apoyó esta observación de los experimentos sobre la presentación de los tintes y los tracers radio activos.

* Quitar una tira circular de la corteza.

Cuando se corta un tallo bajo una solución acuosa de un tinte tal como el eosin, el líquido es absorbido, y solo cerca de la superficie del corte en donde generalmente hay manchas de células, únicamente las paredes de los vasos del xilema y traqueidas que se encuentran arriba del corte son coloreados (pintados). Esto muestra que, por lo menos en el corte de los tallos, los vasos y traqueidas ofrecen un pasadizo de menos resistencia al flujo de soluciones acuosas y que el movimiento ocurre en ellos predominantemente hacia un órgano de transpiración. La reducción en el porcentaje de transpiración causa un incremento considerable en la extensión de tiempo requerido para que el tinte alcance las vainas de una hoja. Experimentos hechos con plantas de semillas intactas, con raíces sumergidas en soluciones de tintes han dado resultados similares. Cerca de las puntas de la raíz, la mitad del tallo y las células corticales se tiñen uniformemente, pero dentro de la "estela" se ven manchas principalmente en las paredes de las traqueidas y de los vasos.

En vez de usar tintes, sustancias radioactivas, por ejemplo el fosfato de sodio, clasificado con ^{32}P , pueden ser añadidas como huellas al agua y su localización se determinan subsecuentemente por auto-radiografías. Estos experimentos como aquellos hechos con tintes están expuestos a la crítica de que el agua no necesariamente pasa por el

tallo, por el mismo pasadizo que las sustancias disueltas. Esta objeción puede ser superada por el tritium calificada como agua (vea abajo).

Sachs (1887) pensó que el agua era transportada en el tallo de las plantas a través de las cavidades de células, las cuales él sugirió podrían llenarse de aire. Aunque el agua pueda subir a alturas considerables a través de la capilaridad en los espacios angostos, tales como aquellos que ocurren en las paredes de células, la resistencia que es ofrecida por dichos canales es muy alto para permitir el flujo de la corriente de transpiración de los porcentajes observados. Se ha mostrado a través de experimentos que cuando las cavidades de los vasos del xilema son ocluidos al sumergir el corte de un tallo por un período corto en cera de parafina derretida, que no penetra dentro de los espacios de las paredes de las células, las hojas se marchitan aún cuando el tallo es transferido subsecuentemente al agua. Más evidencia en contra de la proposición de Sachs es que en estas plantas de tallos flexibles tales como las vainas, la corriente de transpiración puede ser detenida al apretar el tallo de tal manera que se cierren las cavidades del xilema.

3.2.4 La evidencia de que la transportación del xilema es pasiva.

El hecho de que el agua aparentemente sube al tallo a través de un elemento muerto, el xilema implica que es un proceso pasivo y que las células vivas del tallo no están directamente involucradas. La mejor evidencia que apoya es to surge de un experimento, primero presentado por STRASBURGER (1891) que mostró que después de que las células que se juntan con el xilema hayan muerto por el veneno, el tallo aún así conduce el agua. Cortó la base de un roble joven y sumergió la punta de la cortada en un barril de ácido pícrico. Después de dar tiempo para la transportación de el veneno en las hojas reemplazó la solución por agua conteniendo un tinte. Observaciones subsecuentes mostraron que el tinte ascendió rápidamente en las hojas. Recientemente, se ha mostrado que la inyección de inhibidores metabólicos en los vasos del xilema de plantas intactas no interfiere con la transportación vertical del agua. (KUNTZMANN, 1966).

Si una sección del tallo es muerta por alta temperatura o por la aplicación de un veneno metabólico, se observa con frecuencia que las hojas que se encuentran arriba de la región en tratamiento eventualmente se marchitan. DIXON -- (1914) discute que esto es un efecto indirecto que resulta de el bloque de los elementos conductivos a través de las sustancias que derivan de las células muertas. HANDLY (1939)

observó que la aplicación de bajas temperaturas a una sección del tallo de una planta intacta, causa que se marchite. Atribuyó esto a la interferencia con el xilema, pero recientemente, ZIMMERMAN (1965) ha mostrado que el movimiento del agua es afectado solo si la temperatura aplicada es tan baja que cause que el xilema se congele.

Un ingenioso método termoeléctrico, utilizado originalmente para medir el porcentaje de la circulación sanguínea fue desarrollada por HABER y SCHMIDT (1937) para estimar el porcentaje del flujo de la corriente de transpiración en los árboles. El método incluye a una breve aplicación de calor a una región localizada del tallo y medidas a través de los termocoples sensitivos de el porcentaje de su transferencia de arriba a abajo desde el punto de aplicación. De la diferencia que hay en el tiempo en que el calor es transferido en las dos direcciones, el porcentaje de movimiento de la corriente de la transpiración en la superficie de la capa del xilema puede ser calculada. Los porcentajes que varían cerca de cero a más de 100 cm. por hora fueron registrados de acuerdo a la hora del día en que fueron hechas las observaciones. HUBER y SCHMIDT encontraron que había un decremento gradual en la velocidad desde la base hasta el apix de los árboles. Esto fue atribuído a un incremento en la efectividad del área de sección de cruce de conducir el xilema en las partes superiores de las plantas.

Un estudio de la relación que existe entre la cantidad de pérdida de agua que sufre una planta y los porcentajes de flujo lineal, indican que los árboles de poros redondos, el movimiento del agua longitudinal es principalmente en los anillos superiores anuales. Los vasos grandes que llevan la mayor parte del agua parecen funcionar solo durante la temporada en la cual se forman, llenándose de aire antes de que la hoja se caiga y sea reemplazada por nuevos vasos asociados con el nuevo racimo de hojas de la siguiente temporada. En los árboles de poros difusos los vasos individuales transportan agua por varios años, mientras que en las coníferas una traqueida funciona por mucho más tiempo.

Sucede que en la mayoría de los árboles existe mucho más xilema que lo que en realidad se necesita para proveer a las hojas con agua. Esto se muestra por el hecho de que si algunos de los vasos del xilema o traqueidas son divididos haciendo un corte horizontal en la transpiración del tronco de las hojas superiores, casi nunca son afectados; el porcentaje de flujo de agua a través de los elementos que permanecen simplemente se incrementan. Aún cuando se han hecho dos cortadas, una sobre otra (Figura 3.5). La provisión de agua a las partes superiores no necesariamente es cortada dado que las dos cortadas no están muy cerca una de la otra. Esto se debe a que el agua puede moverse lateralmente en el xilema a través de los huecos en las paredes de

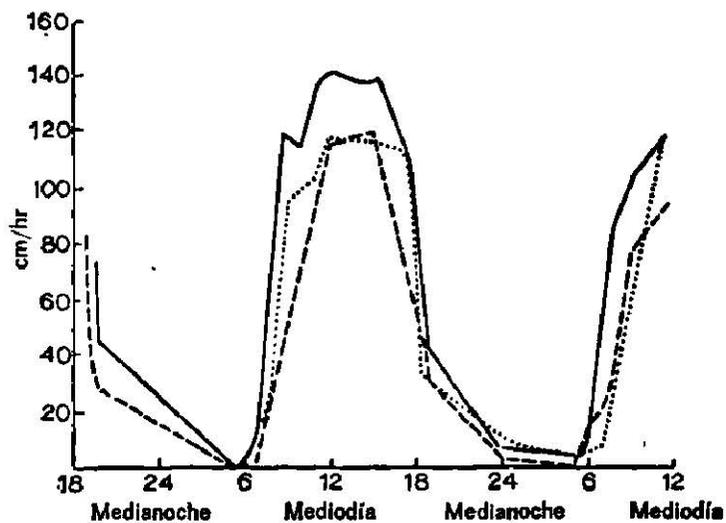


FIG. 3.4. Variación diurna de la velocidad de movimiento de la savia en *Larix* (—), *Picea* (-----) y *Fagus* (.....). (HUBER 1937).

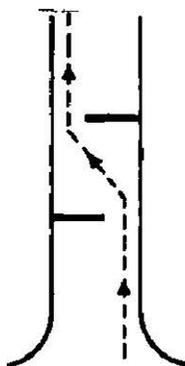


FIG. 3.5. Demostración de que el agua puede moverse lateralmente a través del tronco de un árbol para evitar dos transplantes cortados. Experimento para probar la validez de la hipótesis de la cohesión.

las células y también la resistencia al agua en esta dirección es mucho más grande que el flujo longitudinal en los vasos, una cantidad suficiente de agua podrá pasar por este

lugar para prevenir las hojas superiores a marchitarse. -- Eventualmente, a través de la actividad de el "cambium"* se desarrollan nuevos elementos que forman vasos que toman una ruta sinuosa alrededor de las cortadas y así la continuidad de las columnas de agua en los vasos del xilema se vuelve a almacenar. POSTLEWAITE y ROGERS (1958) mostró que cuando una solución que contiene ^{32}P clasificado fosfato es inyectada en el xilema en un lado de un árbol de pino, el isótopo normalmente se mueve directamente hacia arriba del árbol con un poco de desalojamiento lateral. Sin embargo, si se hacen profundas cortadas con un serrucho en el tronco, arriba del punto de inyección, el isótopo se mueve lateralmente alrededor de las cortadas en el xilema más bien formado.

3.3 Mecanismo de movimiento de agua en el xilema.

3.3.1 La resistencia a la tensión del agua.

Para poder causar que el agua de masa de flujo hacia arriba a través de la fuerza del xilema, debe aplicarse para vencer la influencia de gravedad y resistencia presentado por los canales de conducción. Si se llena un tubo con agua y sellado en una punta y después puesto verticalmente con la punta abierta hacia abajo sumergido bajo una superficie libre de agua, habrá una gradiente de presión por el tu

* Substancia viscosa, que se encuentra entre la albura y la corteza de los árboles.

bo desde cero en la parte superior hasta cerca de una presión atmosférica en el fondo. Este gradiente es debido al peso del agua en la columna; es decir, es causado por la gravedad, y cantidades aproximadamente a 10 K Pa por metro de columna. La presión atmosférica es insuficiente para soportar la columna del agua de más de 10 m aproximadamente; pero si la punta abierta del tubo está sumergida en el agua en una jarra cerrada a la cual podrá aplicarse presión adicional, la altura de la columna puede incrementarse hasta los límites impuestos por las fuerzas cohesivas entre las moléculas del agua y las fuerzas adhesivas entre el agua y las paredes del tubo. La resistencia a la tensión del agua es muy alta y Fisher (1948) estimó que teóricamente una tensión de alrededor de 130,000 kPa es necesaria para romper la tensión del agua de la columna. Valores experimentalmente determinados para el agua y la expresada savia de xilema son mucho más bajas que esta, fluctuando entre aproximadamente 2,500 kPa para cubrir 30,000 kPa que dependen del método de medidas. Las determinaciones de la resistencia a la tensión del agua se han hecho con más frecuencia por el "martillo de agua" de Berthelot's. Esto incluye el llenar los tubos con agua y sellándolos a las hojas una pequeña burbuja de agua saturada con aire adentro. El líquido es expandido aumentando la temperatura hasta que llena completamente el tubo y después se le permite enfriarse hasta que

vuelva a aparecer la burbuja. La tensión desarrollada en el agua hasta que pueda ser calculada la cavidad de el cambio en volumen de el líquido y su coeficiente de expansión.

3.3.2 Capilaridad.

Si un tubo con punta abierta es colocado verticalmente con una punta sumergida en el agua, el líquido aumentará en el tubo hasta que el peso del agua de la columna balancee las fuerzas atractivas operando entre el agua y las paredes de los tubos. Entre más angosto el tubo, más será el aumento del líquido porque las fuerzas de la superficie activa son más grandes en relación a la fuerza de gravedad.

3.3.3 Teoría de la cohesión y la tensión.

La estrecha relación entre la transpiración y la proporción del movimiento del agua en los tubos sugiere que la evaporación está incluida en la regulación del movimiento del agua en la xilema. Una de las formas en que esto puede suceder se ilustra en el modelo físico hecho en la figura 3-6a. A medida que el agua se evapora saliendo ésta de la superficie porosa, las fuerzas capilares mantienen la posición del agua en forma estable en los poros causando que se reduzca la presión dentro del recipiente. De este modo, el alto grado de presión se crea y provoca que el agua fluya a través del tubo y pueda alcanzar una temperatura más alta -

que la que se logró por medio de la presión atmosférica.
 ( 10 metros = a 760 mm. de Hg).

BOEHM (1892) demostró que podía ocurrir lo mismo cuando la cavidad porosa era sustituida por un movimiento violento de un vástago transpirando y propuso que el agua se movía dentro de las hojas de las plantas de una manera semejante como resultado de la transpiración. Esta idea fue llevada a cabo por DIXON (1914) en su monografía clásica sobre Transpiración y Ascenso de la Savia (Transpiration and the Ascent of Sap) que es comúnmente conocida como teoría de la COHESION. Aunque no ha sido probada y aún causa polémicas, el propósito está lo suficientemente establecido para justificar el hecho de llamarle teoría en lugar de llamarla hipótesis.

De acuerdo a la teoría de la cohesión, una disminución en el potencial del agua en los lugares de evaporación en las paredes celulares de una hoja provoca un flujo muy grande de agua a través del apoplasto de las terminales del xilema situadas en más de una o dos células de una superficie que evapora. Sin duda, algunos flujos de agua que van de la xilema a las superficies evaporantes en el simplasma, ya que la resistencia del pasaje simplásmico es considerablemente más grande que el pasaje apoplástico, relativamente muy poca agua viaja a través de este recorrido. El agua en el citoplasma y las vacuolas de las células de las hojas --

tiende a equilibrarse con el agua del apoplasta y el potencial del agua de las células de las hojas es una indicación de que la fuerza se desarrolle a través de la evaporación. Cuando la transpiración alcanza un alto grado, una hoja no se abulta y su potencial es más bajo que cuando la transpiración es baja.

Como resultado de la separación del agua del xilema, la savia se pone bajo tensión la cual es transmitida hacia abajo a través de los chorros continuos de agua que se encuentran en las cavidades y en las traqueidas de las hojas que llegan hasta la raíz. El potencial reducido del agua en la savia de la xilema provoca que el agua se mueva hacia los conductores de la solución del suelo hasta llegar a la corteza y a la endodermis. Como en el caso de la hoja, el movimiento del agua al cruzar la corteza en respuesta a la transpiración es principalmente a través del apoplasta, pero el movimiento a través de la endodermis se limita al simplasma debido a que el pasadizo apoplásmico se obstruye por las bandas de Casparian (vea la figura 3-7).

La presencia del agua bajo presión en la xilema se indica debido al hecho de que el diámetro de un tallo casi siempre se reduce en altas proporciones de transpiración como puede esperarse si los elementos conductores se contrajeran al momento en que el contenido estuviera bajo tensión. MACDOUGAI (1925) inventó un aparato para medir la sensibili

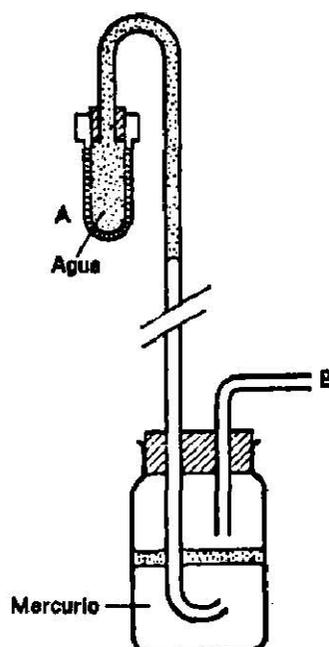


FIG. 3.6. La hipótesis de la cohesión. Demostración de que la evaporación puede elevar el agua a una altura mayor de la que se consigue por la presión atmosférica. Es esencial que el agua del recipiente, - A, y el tubo de conexión estén libres de aire. Es to se puede llevar en ebullición y permitimos que escapen de B el exceso de agua y de aire. Cuando el vaso se agita, la evaporación desde A hace que el nivel del mercurio del tubo se eleve a una altura que puede pasar de 76 cm.

dad llamado también DENDROGRAFO y descubrió que el diámetro de los troncos de un árbol disminuye durante el día a la vez que la presión de agua desarrolla alcanzando un valor mínimo en la tarde después de la cual el tronco se dilata otra vez a un diámetro máximo en las primeras horas de la mañana.

Los tallos de las plantas herbáceas demuestran cambios diurnos similares en cuanto al diámetro, pero en este caso

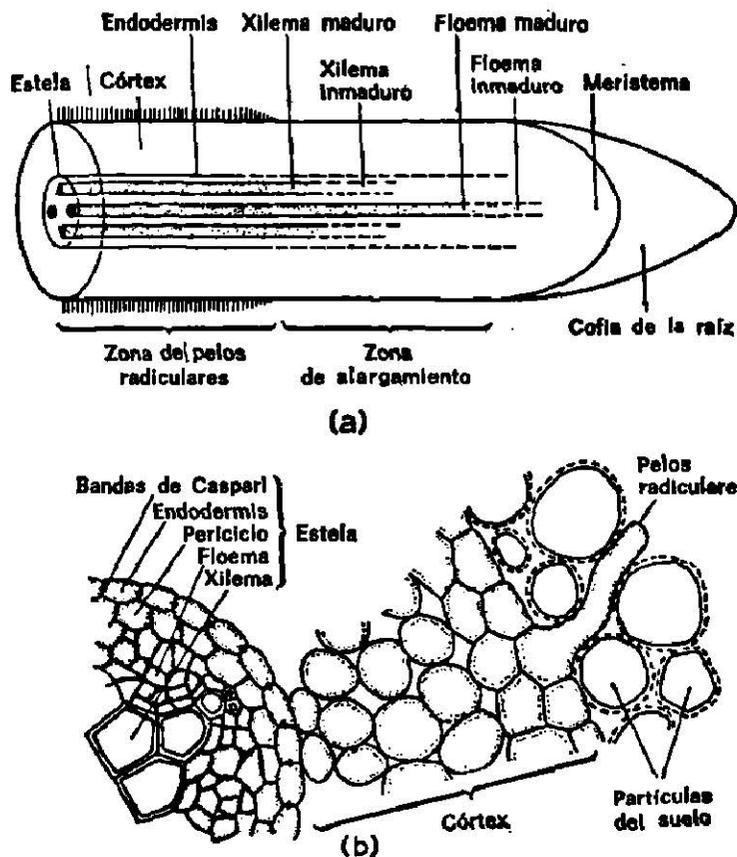


FIG. 3.7. Estructura de la raíz. (a) Apice de la raíz mostrando varias zonas y las diferentes regiones del xilema y del floema. (b) Sección transversal de una raíz y de una zona de raíz absorbente.

los cambios en el volumen de las células vivas de la corteza y la médula conforme vaya aumentando y disminuyendo la presión del agua son responsables de este efecto. La rigidez relativa de las paredes de los elementos del xilema comparada con la de aquellas células que no se lignifican, significa que cambia en volumen relativamente pequeño por un cambio dado en el potencial del agua.

Otra indicación de que la savia del xilema en las plantas que transpiran está bajo presión reducida, es la obser-

vación que se hace cuando una cavidad de la xilema es expuesto a remover un segmento de la corteza y entonces se inyecta una solución de tintura, el líquido viaja muy rápido de arriba a abajo conforme la tensión lo vaya permitiendo. Al usar la técnica de la bomba de presión, SCHOLANDER (1965) pudo demostrar que las presiones hidrostáticas que alcanzan proporciones desde -4000 kPa en los árboles del bosque con tierra húmeda a -8000 kPa en las plantas del desierto, se presentaban en la savia de la xilema.

También confirmó que el potencial de agua de la savia del xilema llega a ser negativo con el calor que aumenta sobre la tierra. De este modo, parece que si uno de los requerimientos básicos de la teoría de la cohesión es particularmente conocido al hablar de la existencia de presiones en la savia del xilema de las plantas que transpiran. El criterio de la teoría de la cohesión se limita hoy en día a dos puntos principales:

I.- La posibilidad de que el grado de la presión desarrollada como resultado de la evaporación es insuficiente para mover el agua a través del xilema en las proporciones observadas.

II.- El requerimiento de que las columnas de agua deben estar presentes entre las superficies que evaporan el agua en el espacio libre de la raíz.

Considerando el primer punto, se ha demostrado que un

tronco de diez metros de una conífera requiere una presión aproximada de 150 kPa para llevar el agua a través de este a una proporción comparable al flujo normal de la savia del xilema. Por lo tanto, el grado de la presión de 1500 kPa - debería ser suficiente para poder mover el agua a las proporciones observadas hasta la parte superior de las coníferas más altas, las secuoyas gigantes, que son las más altas (100 metros). La fuerza que se requiere para llevar el agua a través de los troncos para los abedules y los arces en las proporciones más altas observadas en estas angiospermas es aproximadamente el doble que en las coníferas, pero si esto es característico de los árboles caducos generalmente 3000 kPa deberían ser suficientes para mover el agua hasta las partes más altas de los árboles, por ejemplo el eucalipto de Australia que también crecen hasta 100 metros. Los potenciales de agua en las hojas (3000-4000 kPa) son comunes en dichos árboles. Se dice que las ramas más altas de los árboles más grandes en el mundo, han dejado de crecer y quizá esto se deba a que los potenciales del agua desarrollados son sólo apenas suficientes para subir el agua hasta las hojas más altas. Podría ser importante que existiera la tendencia a que las hojas de los árboles tuvieran potenciales más bajos (es decir, más negativo) que los arbustos y las plantas herbáceas y aquellas hojas que se encuentran cerca de la parte superior de los árboles tuvieran potencia

les de agua más bajos que todos los demás. Me parece que hay una potencial de agua adecuado y graduado aún en los árboles más altos para llevar la cuenta del flujo de agua en las proporciones observadas.

Muchos de los criterios sobre la teoría de la cohesión en el pasado se han limitado a dudar de la continuidad de los chorros de agua en el xilema. Los experimentos con los chorros de agua grandes en los tubos capilares indican que a pesar de su alta resistencia tensil, los chorros de agua son extremadamente delicados cuando se colocan bajo presión y pueden obstruirse con la más ligera falla mecánica. Se cree que los chorros de agua en las cavidades del xilema serían muy delicados y se romperían por ejemplo cuando las ramas se balancean con el viento. No hay duda que las columnas de agua en el xilema de las plantas se quiebran algunas veces y que los elementos conductores llegaran a ser llenados con aire y vapor de agua.

Cuando se presenta la cavitación, los chorros de agua que van recediendo producen vibraciones que pueden escucharse como "clicks" con la ayuda de un micrófono sensible y un amplificador (Milbrum, 1973). Sin embargo, la presencia del aire aún en un alto porcentaje de canales conductores no anulan la teoría de la cohesión, ya que solamente un pequeño número de elementos necesitan ser funcionales en cualquier ocasión para abastecer las necesidades de las plantas.

En los casos donde los tallos de las plantas sean transparentes es posible ver que por lo menos algunas de las cavidades son llenadas con agua aún bajo condiciones de marchitez severa. Probablemente, un número suficiente de elementos de la nueva xilema se vuelve funcional durante cada temporada de crecimiento para sustituir aquellos que se llenan con aire. El experimento en el cual se llevan a cabo los cortes de sobre posición (Figura 3-5) y que debe romper todas las columnas verticales de agua en algún punto, demuestra que las hojas deben seguir recibiendo agua por medio de la transferencia lateral de un canal vertical a otro hasta que la continuidad de las cavidades sea restaurada. También debe recordarse que los chorros de agua en las cavidades del xilema no se aíslan de uno a otro como en los tubos de vidrio, pero se unen lateralmente por medio de los poros que forman un continuo tridimensional que bien pudiera formar el sistema más estable de la planta que en los experimentos con sistemas de modelo sugeridos.

Es bien sabido que la densidad de la madera en los troncos de árboles caducos disminuye durante la temporada de crecimiento debido a la sustitución del agua por el aire. Después que la hoja cae cuando las proporciones de transpiración son más bajas, el xilema se vuelve a llenar con agua forzando a que ésta entre desde abajo por la presión de la raíz.

3.4 Disponibilidad del agua del suelo.

La tierra es un medio heterogéneo que consiste de fases sólidas, líquidas y gaseosas. El agua se presenta en el suelo en cada una de estas fases; se presenta como agua de hidratación en la fase sólida, como agua libre y limitada en la fase líquida y como vapor de agua. El agua asociada con la fase sólida, algunas veces referida como agua no permanente, no es cambiada fácilmente del suelo debido a que las altas fuerzas mátricas por las cuales se retiene y no está disponible para las plantas. El vapor de agua que se presenta en los espacios de aire entre las partículas del suelo es absorbido por las raíces, pero cuantitativamente una fuente menor de agua para la mayoría de las plantas.

Las plantas obtienen la gran cantidad de agua de la fase líquida en la cual se distinguen dos fracciones:

I.- EL AGUA GRAVITACIONAL que se desplaza temporalmente al aire de los espacios entre las partículas de la tierra que siguen a la lluvia y que se percola gradualmente hacia abajo bajo la influencia de la gravedad. Si el agua gravitacional permanece indefinidamente, se dice que el suelo se satura y entonces no es adecuada para el crecimiento de la mayoría de las plantas debido a la falta de ventilación. No obstante, el pantano y las plantas que crecen ahí y unas cuantas especies en especial el Arroz (Oriza sativa) y el Taro (Colocasia esculentum) crecen bien bajo estas condicio

nes.

II.- EL AGUA CAPILAR comprime la cantidad de agua que permanece en el suelo después que el agua gravitacional se ha drenado y es la fuente principal del abastecimiento para la mayoría de las plantas. El agua es mantenida en forma de capas delgadas cerca de la superficie de las partículas del suelo y en los espacios capilares pequeños que hay entre ellas. El suelo que contiene la máxima cantidad de agua capilar y no de agua gravitacional se dice que está en su capacidad de campo. La capacidad de campo que usualmente expresa en términos de contenido de agua como un porcentaje de peso en seco, es más bajo para un suelo barroso en el cual las partículas sólidas son relativamente más pequeñas que en un suelo arenoso en el cual son más grandes (Figura 3-8).

El porcentaje de marchitez permanente (PWP) (iniciales en inglés de Permanent Wilting Percentage) es el contenido de agua en el suelo (otra vez expresado como porcentaje del peso en seco) en la cual las hojas de una planta de prueba que crece en ella bajo condiciones normales de intensidad de luz, temperatura y humedad, etc. se marchita y se queda ahí hasta que se le agregue agua. Usando la terminología del potencial de agua el PWP es levantado cuando ψ suelo es igual a ψ planta y así la planta no puede absorber más agua de la tierra hasta que el ψ suelo sea levantada. En ~

un vasto número de plantas de cosecha se ha encontrado que la reducción del contenido de agua del suelo hasta casi el mismo nivel antes de que llegue la marchitez permanente, y que -1500 kPa sea comúnmente igualado en el proceso de agricultura con PWP (Figura 3-8).

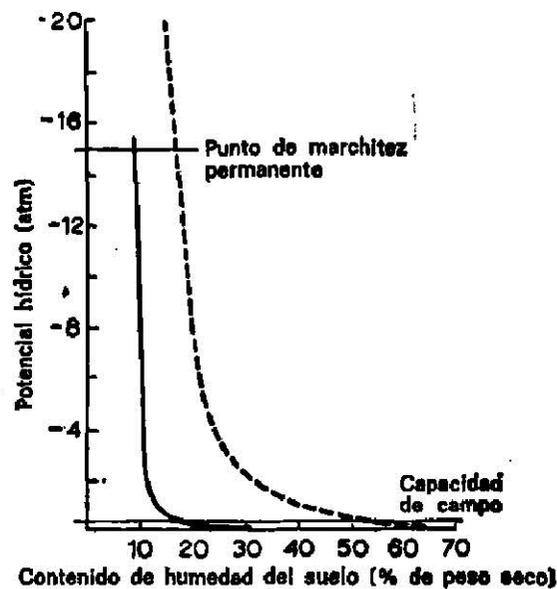


FIG. 3.8. Relación entre el potencial hídrico y el contenido de humedad en un suelo arenoso (—) y otro arcilloso (.....) (Según Kramer, 1949).

Las xerófitas pueden reducir el potencial de agua en el suelo a niveles mucho más bajos que las xerófitas que pueden absorber el agua del suelo salina en el cual ψ suelo puede ser tan bajo como $20,000$ kPa.

La presión total de la humedad del suelo (TSMS iniciales en inglés de Total-Soil-Moisture Stress), es un término introducido por WADLEIGH y AYERS (1945) y consiste en indi-

car el potencial del agua de la tierra, (TSMS) ó ψ suelo, pueden ser divididos convencionalmente en un número de componentes de este modo:

donde: $\psi_{\text{suelo}} = \psi_{\pi} + \psi_m + \psi_p + \psi_g$

ψ_{π} = al potencial osmótico

ψ_m = al potencial mátrico

ψ_p = al potencial de presión

ψ_g = al potencial gravitacional

$\psi_p \approx 100$ kPa, ψ_g es negligible, y ψ_s es generalmente bajo (< 10 kPa) excepto en el suelo salino, así ψ suelo principalmente se determina por ψ_m que disminuye remarcadamente a medida que los contenidos del agua caen de la capacidad de campo a PWP (Figura 3-8).

El método más exacto para determinar ψ suelo es midiendo sicométricamente el potencial de agua del aire sobre una muestra de suelo encerrada en un recipiente con temperatura constante. La técnica para determinar ψ suelo en el campo incluye el uso del higrómetro térmico que es un tensímetro.

3.5 Absorción del agua llevada a cabo por las raíces.

El agua del suelo es absorbida por las raíces principalmente en la región fibrosa de la raíz. La zona de las

fibras de la raíz es particularmente favorable para la absorción ya que presenta un área grande de la superficie en contacto íntimo con las capas de agua que rodea las partículas del suelo (Figura 3-7). Las fibras de cada raíz funcionan por lo general durante unos cuantos días y son sustituidas progresivamente por otras próximas a la punta de la raíz conforme vaya creciendo. En esta forma, la zona de las fibras de la raíz hacen contacto progresivamente con las nuevas regiones del suelo.

En algunos árboles, por ejemplo los pinos y la haya micorriza asociadas con la ayuda de las raíces para aumentar el área de la superficie por absorción.

Las plantas que crecen en solución comúnmente carecen de fibras de raíz como la raíz de las plantas acuáticas. En estos casos, la absorción del agua se lleva a cabo en toda la superficie de la raíz, como lo hace hasta cierto punto también en las plantas que crecen en la tierra. Parece ser una absorción considerable de agua a través de las superficies suberizadas convertidas en las raíces más antiguas; por ejemplo, en los árboles y esto es particularmente importante durante los períodos inactivos cuando las raíces jóvenes que crecen y las fibras pueden faltar.

El movimiento del agua a lo largo de la corteza hacia la endodermis de una raíz (Figura 3-7) ocurre principalmente en el apoplasta en respuesta al grado del potencial del

agua entre la sabia de la xilema impermeabilizando el espacio libre del cilindro central y la solución del suelo. Conforme el potencial del agua de la savia de la xilema sea -- más negativo que la solución del suelo, la cantidad de agua se presentará hacia adentro a través de las paredes corticales de la célula y las membranas de la superficie. Una cantidad más pequeña de agua (posiblemente solo muy poco porcentaje del total en una planta que transpira rápidamente) se mueve a través del simplasma que presenta una resistencia mucho más alta (de 10 a 100 veces más que el apoplasma a la gran cantidad del flujo de agua). Aún debido a la resistencia más alta, muy poca agua se mueve a lo largo de la corteza de la vacuola celular en respuesta a un grado más alto del potencial de agua. Se comete mucho el error al suponer que el movimiento del agua en la corteza de la raíz depende del potencial osmótico que disminuye progresivamente adentro de la corteza. Esto no es correcto. No hay evidencia de que las células del interior de la corteza tengan un potencial osmótico que sea predominantemente más bajo -- que el de las células de la superficie que tienen potenciales de agua más bajos, bajo ciertas circunstancias normales.

Cuando el agua llega hasta la endodermis en la parte más nueva de una raíz, el paso apoplásmico es bloqueado por las bandas Casparianas (Figura 3-7) y un movimiento en los cilindros centrales se presenta por medio del simplasma y -

posiblemente a través de las vacuolas. De este modo, la en dodermis se comporta como una membrana semi-permeable que - separa la savia de la xilema del medio que la rodea. Una - vez que se encuentra en el interior de la endodermis, el -- agua se mueve libremente en el apoplasta hacia la xilema. - Cuando se destruye un sistema de una raíz cortada, por ejemp lo al sumergirla en agua caliente, su resistencia al movi- miento de agua por medio de la succión aplicado al extremo cortado se reduce drásticamente. Este es el resultado de - la ruptura de la membrana que hace que el agua fluya aún -- más libremente a través de las células que a través de las paredes celulares. La baja temperatura tiene el efecto - - opuesto presumiblemente a causa de la permeabilidad de las membranas celulares al agua y se reduce.

3.6 Presión de la raíz y gutación.

Como ya se indicó anteriormente, el alto grado del po- tencial de agua entre la solución externa y la savia de la xilema de una planta que transpira, es principalmente debi- do al desarrollo de la tensión (ψ_p negativo) en la xilema como resultado de la evaporación. Otro factor que contribu- ye a esto es la acumulación de solutos de savia de la xile- ma que resulta en ψ_π siendo más bajo ahí que en la solu- -- ción externa. El valor actual de ψ_π en la savia xilema de- pende no solamente de la intensidad en la transportación --

del soluto, sino también de la proporción de la transpiración. La concentración de las sustancias disueltas en la savia de la xilema en las plantas que transpiran es baja -- cuando una planta transpira rápidamente y alta cuando no -- (SUTCLIFF y BAKER, 1974). De este modo, de donde Ψ_{π} contribuya relativamente en poca cantidad al potencial del -- agua de la savia de la xilema en las plantas que transpiran rápidamente, se vuelve importante en las proporciones de baja transpiración conduciéndonos al desarrollo de una pre-- sión positiva de la raíz.

El potencial osmótico de la savia de la xilema cae hasta su nivel más bajo en una planta que no ha brotado, donde la transpiración es nula. Si un manómetro es conectado al nudillo de una planta de maceta como la Fuchsia de la cual la mayor parte de los brotes ha sido quitada, el desarrollo de una presión positiva en la savia del xilema por absor-- ción osmótica del agua puede ser demostrado. La presión de la raíz es muy intensa en algunas plantas bajo condiciones favorables y notablemente en las enredaderas. Stephen Hales argumentó en su libro "Vegetable Staticks" (Estática de los Vegetales (1727) que cuando unía un tubo de 1/4 de pulgada (6 mm.) de diámetro para que por ahí corriera el líquido -- del tallo de una enredadera a una altura de 21 pies (6.3) -- por varios días, aseguró "sería muy probable que hubiera -- crecido más alta si la unión no hubiera tenido fuga. Notó --

que el nivel del líquido llegó más arriba con más rapidez durante el día que en la noche aún cuando algunas veces caía. Este período diurno en la presión de la raíz ha sido confirmado por investigaciones posteriores y algunas veces ha sido citado como evidencia de que los procesos metabólicos están involucrados directamente con la absorción del agua llevada a cabo por las raíces (por ejemplo GROSSENBACHER, 1939). Lo que sucede actualmente es que existe un ritmo en la acumulación de los solutos en la savia del xilema como resultado de la actividad metabólica fluctuante y esto afecta la absorción del agua indirectamente (ARISZ, HELDER y VANDLE, 1951). Como puede esperarse, la presión de la raíz se reduce al bajar la temperatura al mantener unidos los nutritivos inorgánicos y por inhibidores metabólicos. Algunas veces las presiones positivas son desarrolladas en la xilema de las plantas intactas y estas son responsables del fenómeno de la gutación, que es la liberación de agua que viene de las hojas. La gutación puede demostrarse al colocar una planta joven (la avena, la cebada y el maíz funcionan muy bien) debajo de una campana en un laboratorio de temperatura templada. El líquido emerge ya sea del estoma o de los poros del agua (hidratados) situados en las orillas de las hojas. Con frecuencia, la savia parece ser exudada positivamente a lo largo del paso de la resistencia que proviene de los extremos de la vena. Es po-

sible que algunos hidrátodos excreten agua continuamente -- (cf. los nectarios y las glándulas de sal), pero la evidencia para aclarar esto está inconclusa. Muchas plantas en los bosques tropicales donde llueve mucho gutan profusamente y al estar cerca de algunos aroides del género Colocasia es como si estuviera afuera con una llovizna menuda.

La gutación es generalmente más activa en la noche presumiblemente debido a que la presión positiva en la xilema es más alta cuando la transpiración es mínima.

Recientemente, se ha hecho una sugerencia que consiste en que el material gelatinoso depositado en las paredes de los elementos de la xilema (PLUMB y BRIDGMAN, 1972) pueden contribuir a los bajos potencial de agua de la savia de la xilema por una reducción en el potencial mátrico y esto puede ser importante en la ascensión de la savia (algunos comentarios de estas ideas los encuentra en Plumb y Bridgman, 1973).

3.7 Transportación del agua en el floema.

La investigación sobre la transportación del floema se ha relacionado muy ampliamente con el movimiento de la sacarosa y se ha dado poca importancia a la transportación de otros solutos o del agua. De acuerdo al mecanismo propuesto por MUNSCH (1930), generalmente conocido ahora como el mecanismo del flujo de la presión. (Figura 3-9) la sacarosa

se acumula en los tubos cribosos en un "origen" tal como la hoja y esto causa la captación osmótica del agua y aumenta la turgencia. En otra parte el sumergimiento, por ejemplo en las raíces, la sacarosa no se carga y esto lleva a una fusión de agua y reduce la turgencia. De este modo, existe un grado máximo de presión hidrostática en la fuente y la sumersión que provoca un flujo de agua y sustancias disueltas a lo largo del tubo. Munsch sugirió que el agua se toma del xilema en la fuente y regresa al sumergidor, así que hay una circulación de agua por medio del xilema y el floema. Para que esa agua pueda transferirse de el xilema a el floema en una hoja, el potencial de agua de la savia del tubo criboso debe ser más bajo que aquel del xilema aproximado. La savia del tubo criboso tiene un potencial osmótico máximo aproximado de -1100 kPa (basado en el 10% de la solución sacarosa) y si los tubos cribosos están ampulados como acostumbran el potencial del agua será apreciablemente menor que esta cantidad. Así, es difícil ver como puede transferirse el agua en la floema que viene del xilema o de las células que rodean en una hoja de rápida transpiración que puede tener un potencial de agua de 2,000 kPa o más bajo. En forma invertida, en el vertedero, el agua será aislada del floema sólo si el potencial de agua de la savia del tubo criboso es más alto (es decir menos negativo) que el de la savia del xilema (Figura 3-9).

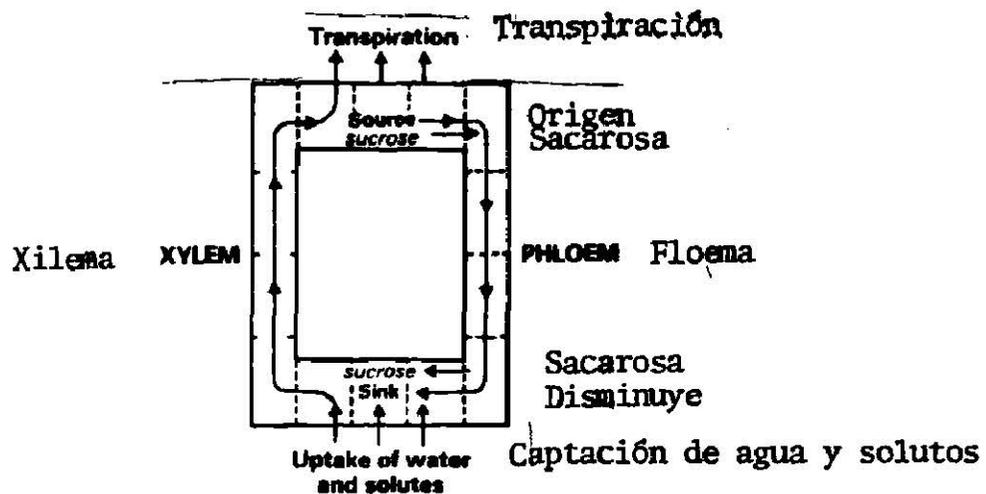


FIG. 3.9. Circulación del agua en las plantas de acuerdo a las ideas de Munsch.

Se han hecho algunos estudios para demostrar la transportación del agua en la floema usando las mismas técnicas; por ejemplo, el uso del agua clasificada como tritium y la transmisión del pulso del calor, como se utilizó en el caso del xilema.

Los resultados no fueron gratos, para poder decir al menos, y esto junto con un número de otras consideraciones ha llevado a que otros estudiosos como por ejemplo, CLEMENTS, 1940, CANNY, 1973 y SUTTCLIFFE y COLLINS, 1975, piensen que las transportaciones de los solutos en el floema no pueden ser dependientes con la obligación del movimiento del agua y pueda ocurrir en sus ausencias. La mejor evidencia de que el agua se mueve en el floema proviene de la observación de la exudación prolongada que a veces se presenta

cuando los tubos cribosos son contados por medio de los estilitos áfidos. Sin embargo, esto sólo prueba que la savia de los tubos cribosos está bajo presión y que esta presión puede mantenerse durante un período presumiblemente considerable valiéndose de un alto grado de potencial de agua a través de la acumulación de los solutos del sistema.

A pesar de la dificultad para demostrar esto claramente existe la duda acerca de que si alguna cantidad de agua se mueve a través de los tubos cribosos en ocasiones a una proporción que se determina por la existencia de los grados del potencial de agua y la resistencia para fluir. Se afirma que generalmente la mayor parte del agua que entra en una fruta tal como el melón, durante el crecimiento se transporta a través de la floema, pero las contribuciones relativas del floema y el xilema nunca ha sido valorada exactamente. En contraste con la transpiración entre las raíces y las hojas esto es una situación en la cual el movimiento del floema y el xilema va en la misma dirección. (Figura 3-9).

3.8 Efectos de la presión del agua en los procesos fisiológicos.

La presión del agua se presenta cuando la pérdida de ésta excede a la absorción. Muchas plantas están sujetas a un grado de presión de agua durante el día y la situación

se restaura en la noche. La presencia del agua de reserva dentro de las vacuolas celulares o la xilema hace que una planta mantenga la presión de agua severamente durante un tiempo; no obstante la pérdida excesiva de agua en la absorción no puede tolerarse.

Las plantas responden a un abastecimiento reducido de agua o a la transpiración excesiva al cerrar el estoma. Esto se lleva a cabo por síntesis del ácido absicico en las hojas marchitas. Si esto resulta en una reducción de la presión de agua y si las hojas recubren su ampulaci3n los niveles ABA gradualmente recaen y el estoma se abre despu3s de unos cuantos d3as. Mientras que el estoma est3 cerrado se previene la fotos3ntesis y como resultado el crecimiento cesa eventualmente. Hay algunos reportes de que la translocaci3n del az3car en el floema se reduce bajo condiciones de presi3n de agua, pero en el trigo y otras grasas este no es el caso aparente, por lo menos durante un tiempo. La respiraci3n tambi3n disminuye con el comienzo de la presi3n de agua como lo desarrollan las deficiencias del ox3geno en el siguiente cerramiento de el estoma; no obstante, con frecuencia aumenta m3s tarde especialmente cuando el estoma se abre en las hojas marchitas. Algunas plantas jugosas, por ejemplo Kalanchoe, demostraron el metabolismo 3cido Craussu laciano s3lo bajo condiciones de presi3n de agua y de fotos3ntesis como otras plantas cuando la abundancia de agua

sea disponible.

Otro efecto de la presión de agua es el de aumentar la proporción de la hidrólisis de almidón a azúcar y de las -- proteínas a aminoácidos que tienden a disminuir los poten-- ciales de agua de las células y aumenta su capacidad para - retener el agua.

Si una hoja no recobra su turgencia muy rápido después del cerramiento de el estoma, ésta se seca y se cae. Bajo - condiciones de presión severa, una planta puede perder to-- das sus hojas excepto aquellas que están cerca de las pun-- tas de los brotes. Con frecuencia los meristemos son las - partes más secas y resistentes debido a que pueden retener la humedad por más largo tiempo. En los árboles que tiran sus hojas durante los períodos de sequía o de frío intenso, cuando el agua se congela y no sirve, las hojas nuevas son protegidas por los botones que sirven como reductores de la pérdida de agua.

En muchas plantas herbáceas perennes, todas las partes arriba de la tierra mueren al tiempo de que la presión de - agua y la planta sobrevive mediante el entierro de los órga-- nos tales como las raíces, las rizomas o los bulbos.

El crecimiento de los árboles se controla más por la - disponibilidad del agua que de cualquier otro factor ambien-- tal excepto quizás por la temperatura (vea SUTTCLIFFE, 1977). El efecto del clima y particularmente de la lluvia sobre la

anchura de los cortes anulares, es que han proporcionado -- una base durante la fecha de la antigua maderación. La dendrocronología, como se le conoce, junto con otra evidencia, han hecho posible recientemente fechar por primera vez la mesa redonda histórica en Winchester que ha sido asociada con el legendario Rey Arturo y sus Caballeros.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ARISZ, W.H., HELDER, R.J. and VAN DIE, J. (1951). *J. exp. Bot.*, 2, 257-97.
- ARNON, D.I., STOUT, P.R. and SIPOS, F. (1940). *Am. J. Bot.*, 27, 791-8.
- BENNET-CLARK, T.A., GREENWOOD, A.D. and BARKER, J.W. (1936). *New Phytol.*, 35, 277-91.
- BRAUNER, L. (1930). *Ber. dt. bot. Ges.*, 48, 109-18.
- BURSTROM, H.G. (1971a). *Nature (London)*, 234, 488.
- CANNY, M.J. (1973). *Phloem Transport*. University Press, Cambridge.
- CLEMENTS, H.F. (1940). *Pl. Physiol.*, 15, 689-700.
- DAINTY, J. (1963). *Protoplasma*, 57, 220-8.
- DAINTY, J. and GINZBERG, B.Z. (1964). *Biochim. Biophys. Acta*, 79, 102-11.
- DIXON, H. (1914). *Transpiration and the Ascent of Sap*. Macmillan, London.
- GEMMELL, A.R. (1969). *Developmental Plant Anatomy. Studies in Biology*, no. 15. Edward Arnold, London.
- GROSSENBACHER, K.A. (1939). *Am. J. Bot.*, 26, 107-9.
- HANDLEY, W.R.C. (1939). *Ann. Bot. (New Series)*, 3, 803-12.
- HOFFMAN, G.J. and RAWLINGS, S.L. (1972). *Science, N.Y.*, 177, 802-3.

- HUBER, B. and SCHMIDT, E. (1937). *Ber. dt. bot. Ges.*, 55, -
514.
- KAMIYA, N. and TAZAWA, M. (1956). *Protoplasma*, 46, 394-422.
- KRAMER, P.J. (1969). *Plant and Soil Water Relationships: A
Modern Synthesis*, McGraw-Hill, New York.
- KURTZMANN, R.H. (1966). *Pl. Physiol.*, 41, 641-6.
- LEVITT, J. (1947). *Pl. Physiol.*, 22, 514-25.
- MACDOUGAL, D.T. (1925), Carnegie Institute, Washington Pub-
lication, 365, Washington.
- MEYER, B.S. and WALLACE, A.M. (1941). *Am. J. Bot.*, 28, 838.
- MILBURN, J. (1973). *Planta*, 112, 333-42.
- MILLER, E.C. (1938). *Plant Physiology*. 2nd Edition. McGraw-
Hill, New York.
- MUNSCH, E. (1930). *Die Stoffbewegungin der Pflanze*, Fischer,
Jena.
- PLUMB, R.C. and BRIDGMAN, W.B. (1972). *Science*, N.Y., 176,
1129.
- POSTLETHWAITE, S.N. and ROGERS, B. (1958), *Am. J. Bot.*, 45,
758-7.
- SACHS J. VON (1887). *Lectures of the Physiology of Plants*.
English edition. Clarendon. Press, Oxford.
- SCHOLANDER, P.F., HAMMEL, H.T., BRADSTREET, E.D. and HEMMIN-
GSEN, E.A. (1965). *Science*, N.Y., 148, 339-46.
- STENDLE, E. and ZIMMERMANN, U. (1974). *Biochim, biophys Ac-
ta*, 332, 399-412.

- STRASBURGER, E. (1891). Ueber der Bau und die Verrichtungen der Leitsbahnen in der Pflanzen. Fischer, Jena.
- SUTCLIFFE, J.F. (1977). Plants and Temperature. Studies in Biology, no. 86. Edward Arnold, London.
- SUTCLIFFE, J.F. and BAKER, D.A. (1974). Plants and Mineral Salts. Studies in Biology, no. 48. Edward Arnold, London.
- SUTCLIFFE, J.F. and COLLINS, O.D.G. (1975). Ann. Bot. (New Series), 40, 627-9.
- VILLIERS, T.A. (1975). Dormancy and Survival in Plants. Studies in Biology, no. 57. Edward Arnold, London.
- WADLEIGH, C.H. and AYERS, A.D. (1945). Pl. Physiol., 20, -- 106-32.
- WEINTRAUB, M. (1952). New Phytol., 50, 357-82.
- ZIMMERMANN, M.H. (1965). In The State and Movement of Water in Living Organisms. Ed. G.E. Fogg. 151-5. University Press, Cambridge.

Biblioteca Agronomía UANL

