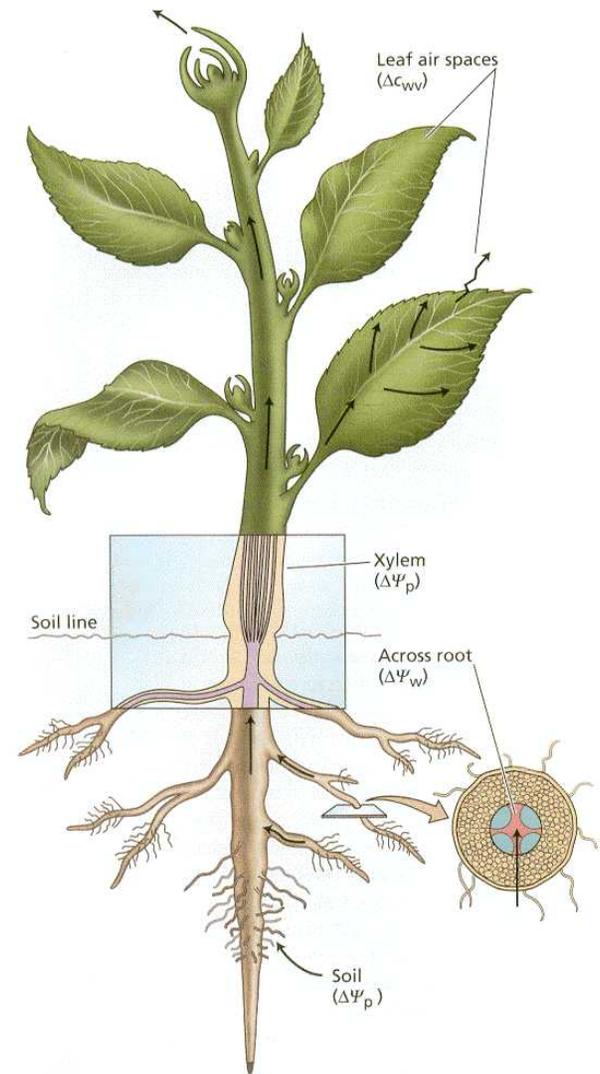


Tema 3:

El balance hídrico.

Absorción y transporte del agua. Transpiración y conductancia estomática

- **El agua del suelo**
- **Absorción radicular del agua**
- **Transporte de agua a largas distancias**
- **Transpiración**
- **Eficiencia en el uso del agua**
- **Balance hídrico**
- **El continuo suelo-planta-atmósfera**



La vida en la tierra presenta un formidable reto para las plantas: necesitan un acceso directo a la atmósfera.

El agua del suelo

Agua del suelo disponible para la planta

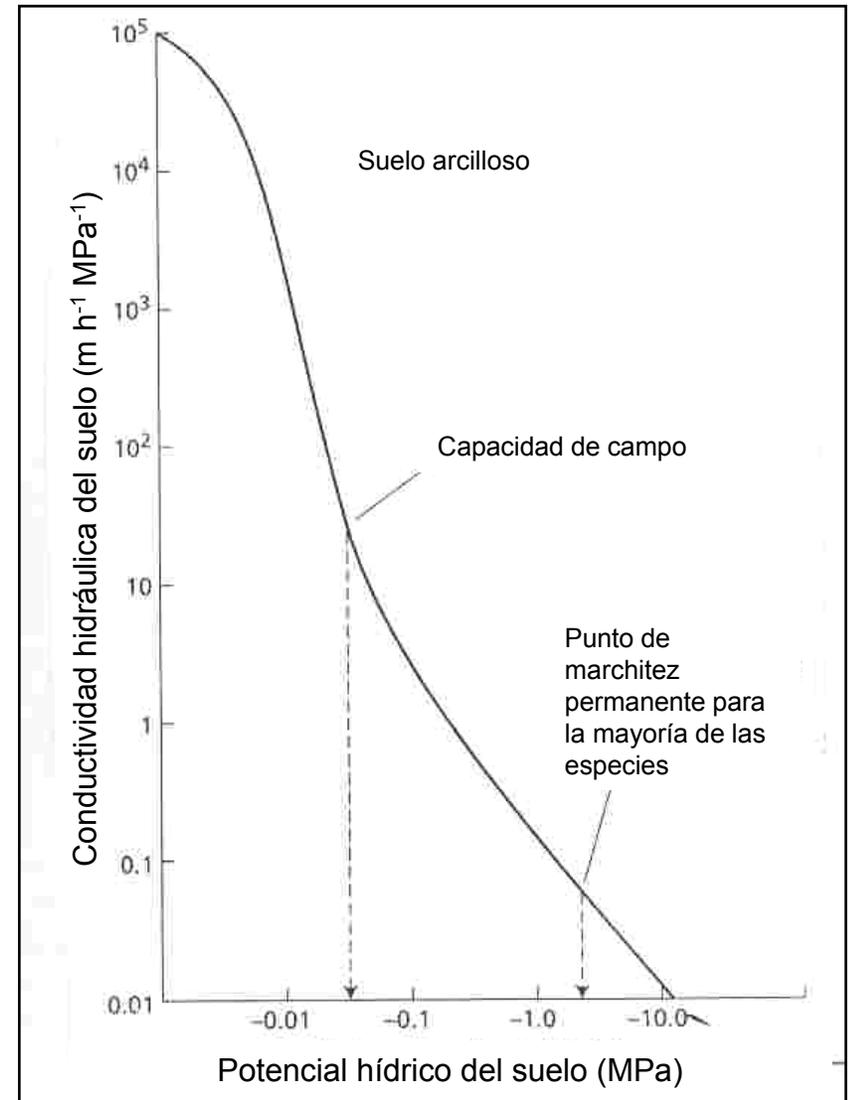
- conductividad hidráulica del suelo
 - tipo y características de la matriz que lo forma.

Suelo saturado de agua :

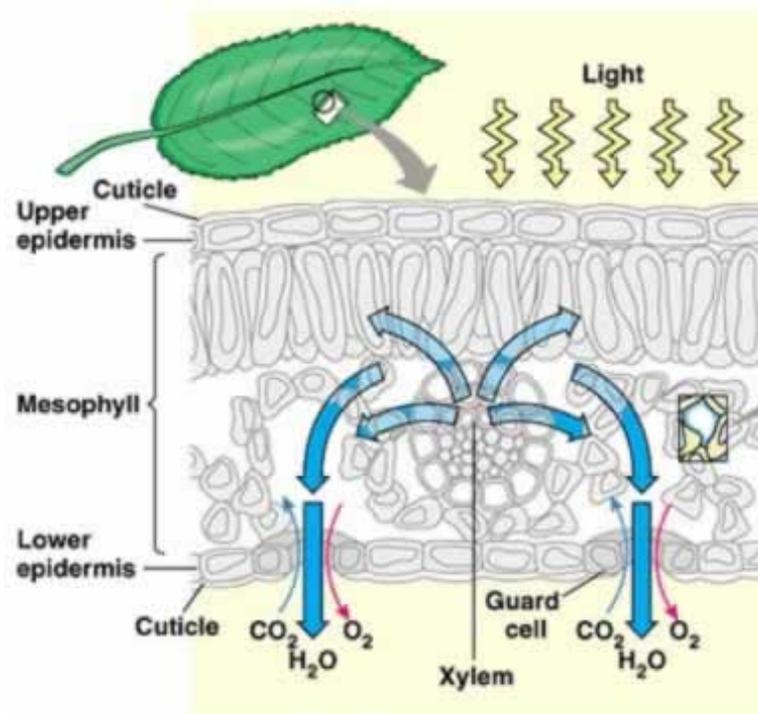
- $\Psi_w \cong 0.0$ MPa,
- Capacidad de campo (CC) (% de peso de agua)
 - textura:
 - 30% en suelos arenosos
 - 70% en suelos arcillosos

A medida que los suelos se sequen:

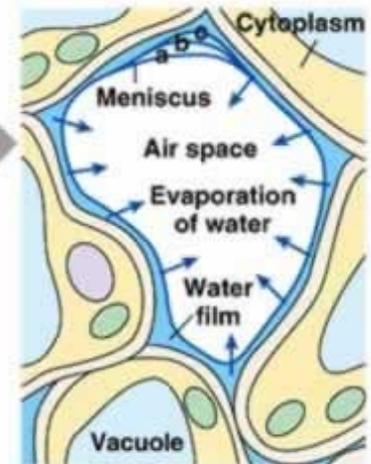
- Ψ_w disminuirá,
- Porcentaje de marchitez permanente (PMP; $\Psi_w \cong -1.5$ MPa)
- **Agua disponible para la planta:**
 - (CC-PMP)



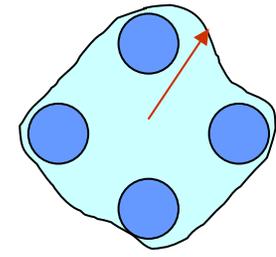
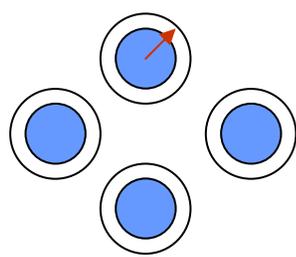
Desarrollo de la presión hidrostática, localmente muy negativa en las finas y curvadas películas de agua en condiciones de baja saturación de agua



Radius of curvature (μm)	Hydrostatic pressure (MPa)
a = 1.00	a = -0.15
b = 0.10	b = -1.50
c = 0.01	c = -15.00



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.



$$\Psi_p = - 2 \gamma r^{-1}$$

$$\gamma = 7.28 \cdot 10^{-8} \text{ MPa m}$$

H₂O: gran tensión superficial
Mínima superficie agua-aire

r muy pequeño
Presión hidrostática fuertemente negativa

r muy grande
Presión hidrostática levemente negativa

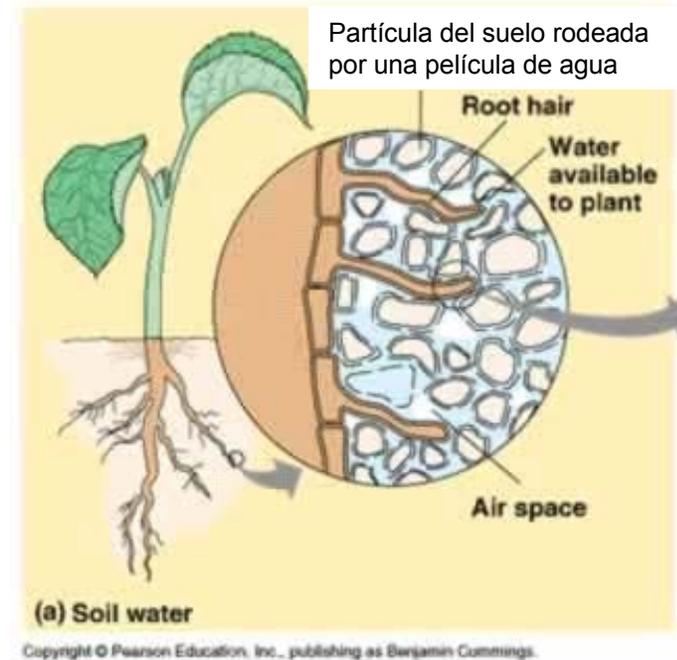
Absorción radicular del agua

- Principal vía de entrada del agua a la planta
- Absorción foliar (insignificante)

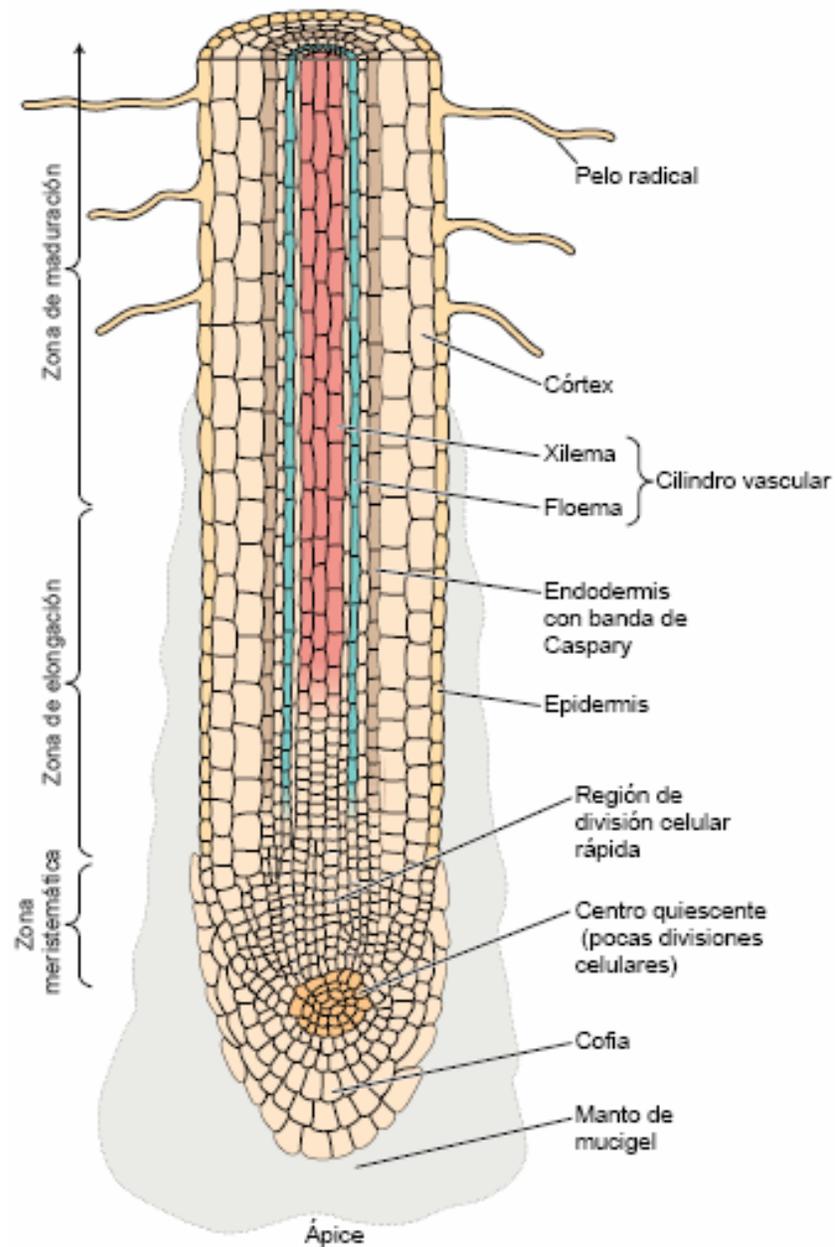
Para la **entrada de agua por la raíz:**

- **contacto físico** planta y suelo (necesario)
- **Pelos radiculares** 4
 - no siempre se desarrollan
 - aumentan la superficie de absorción de agua
 - fijan las raíces jóvenes al suelo

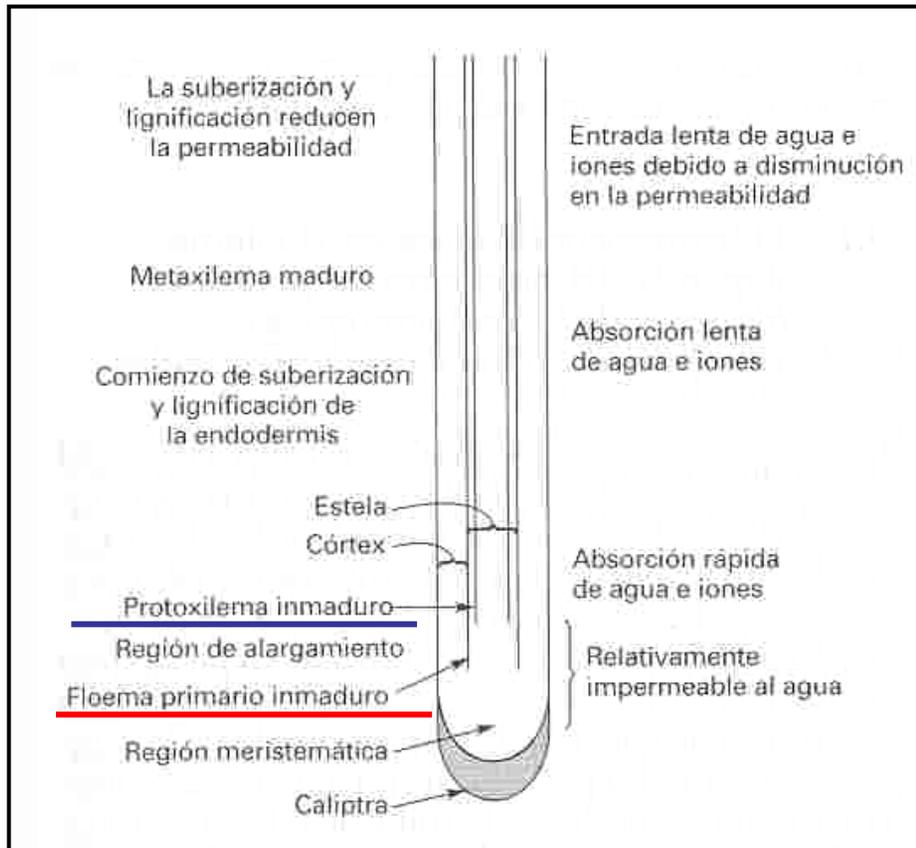
Ψ_p cerca raíz disminuye



Las plantas no pueden absorber toda el agua del suelo ya que parte de ésta se encuentra fuertemente retenida por las partículas hidrofílicas del suelo. El agua que se encuentra menos ligada puede ser absorbida por las raíces



La estructura de la raíz determina la absorción del agua



Zonas muy distales del ápice: elevado grado de suberización y lignificación → una gran resistencia

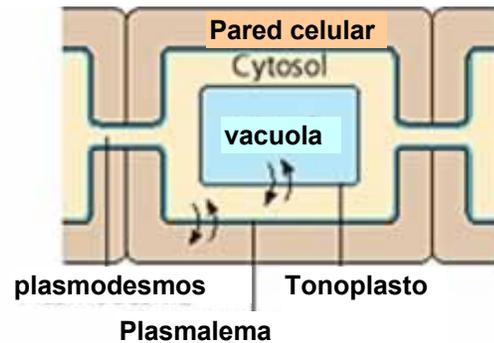
Zona de máxima absorción (región superior a la zona meristemática)

Ápice radicular: sistema vascular no está desarrollado

Barreras semipermeables:

- No PC
- Membranas

Compartimentos: célula



Simplasto: espacio constituido por el citoplasma de las distintas células que presenta continuidad a través de los plasmodesmos

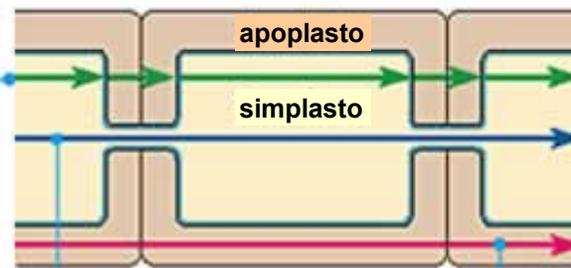
Compartimentos: tejidos

□ Simplasto □ Apoplasto

Apoplasto: espacio extraprotoplasmático constituido por las paredes celulares y los espacios aéreos y que puede presentar continuidad en el seno de un tejido

Transmembrana. Los solutos y el agua se mueven atravesando de forma reiterada el plasmalema y las paredes celulares. También pueden penetrar al interior de la vacuola.

Rutas de transporte lateral



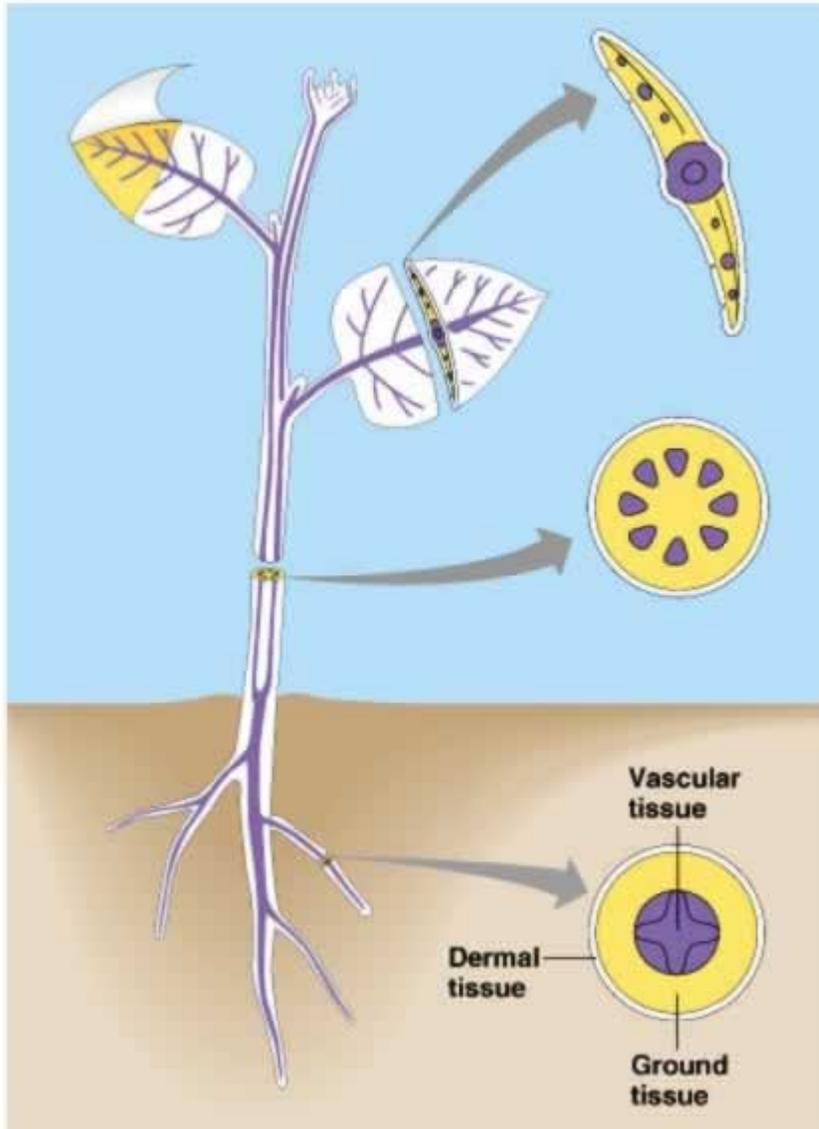
Simplástica: las sustancias que entran al citoplasma, una vez que han atravesado el plasmalema, pueden desplazarse célula a célula vía plasmodesmos. La compleja estructura de los plasmodesmos probablemente regula esta vía de transporte. (Recordad que por esta vía se desplazan ciertas proteínas, ARNm y otras moléculas grandes)

Apoplástica. El agua los solutos disueltos en ésta difunden a través de las paredes celulares y de los espacios aéreos

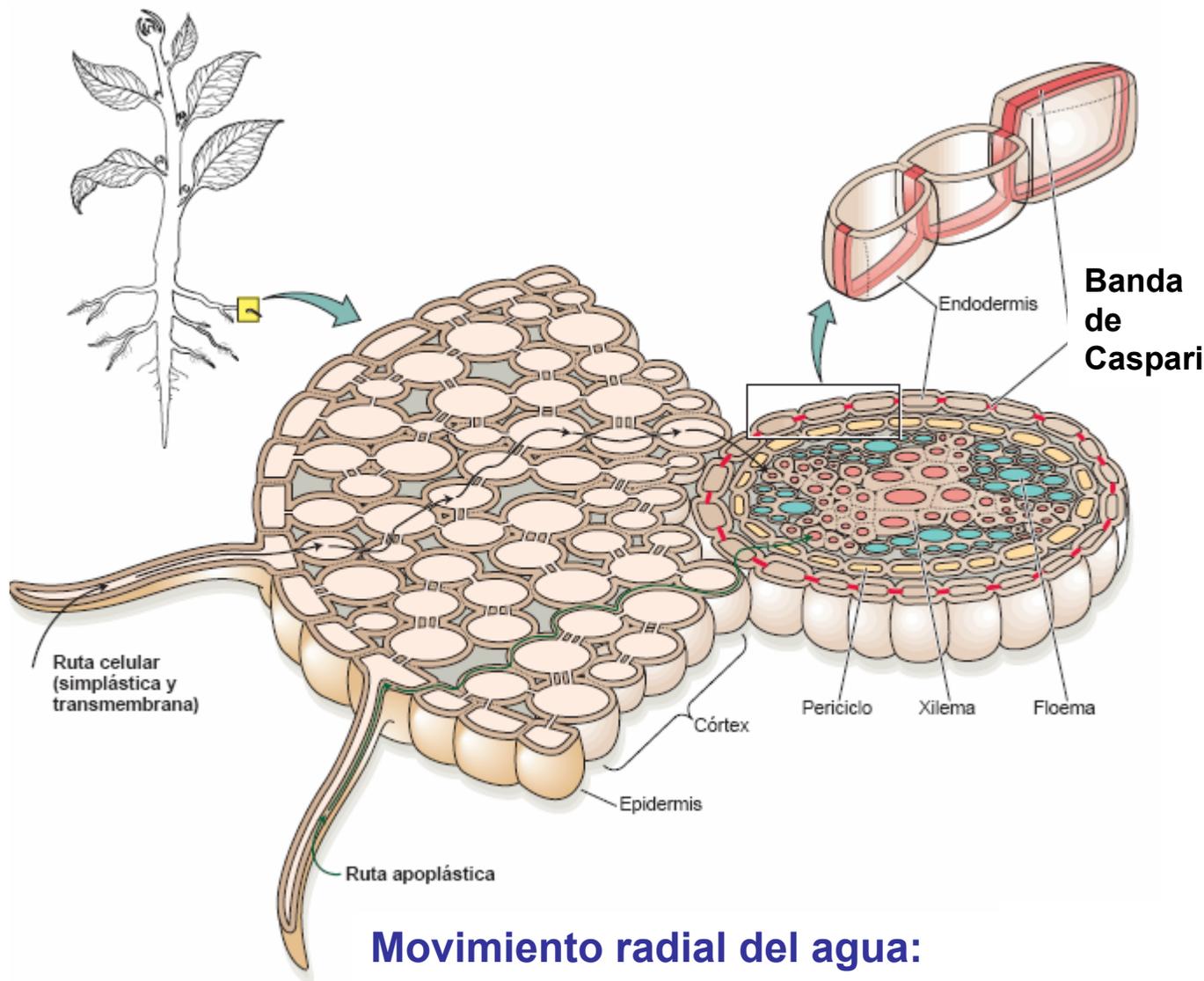
En una célula vegetal ¿dónde se encuentran las barreras para el transporte de sustancias?

Los principales tejidos en plantas Repaso

- *Tejidos dérmicos* (blanco). Capa más externa del cuerpo de la planta
- *Tejidos vasculares* (púrpura). Tejido continuo pero su disposición varía en cada órgano.
- *Tejidos fundamentales* (amarillo) responsable de la mayoría de las funciones metabólicas de la planta, se localiza entre el tejido dérmico y el vascular en cada órgano.



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.



- Función de barrera: impedir la difusión del agua y solutos vía apoplasto hacia el cilindro central

- Impermeabilizar el cilindro central

- Osmómetro

- Presión radicular

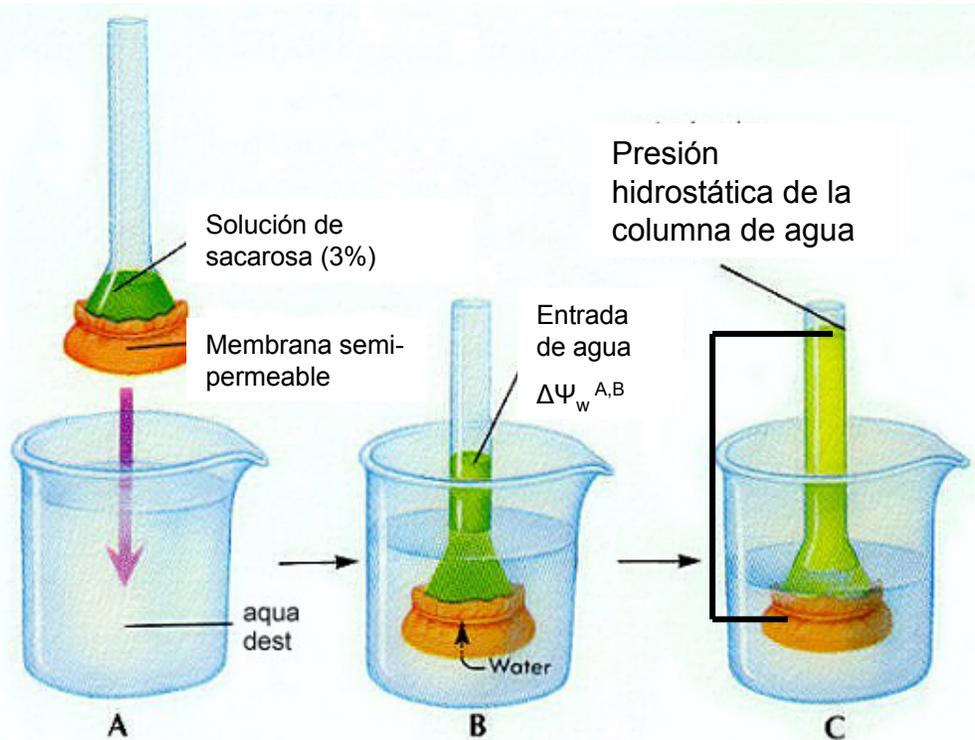
Movimiento radial del agua:

I. Epidermis hasta la endodermis

- Apoplasto
- Simplasto
- Transmembrana

II. Endodermis-xilema

Osmómetro o célula de Pfeffer

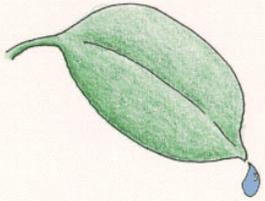


$$\Psi_w \text{ agua pura} = 0$$

$$\Psi_w \text{ solución caña de azúcar} < 0$$

- Membrana semipermeable que separa dos soluciones con distinta concentración de soluto.
- Se establece una diferencia de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) a ambos lados de la membrana, siendo más negativo el Ψ_w del lado que contiene la solución más concentrada.
- Esto origina la entrada de agua a dicho compartimento lo que genera un aumento de volumen tal que da lugar a una presión hidrostática.
- El flujo de agua cesa cuando la diferencia de $\Delta\Psi_w = 0$

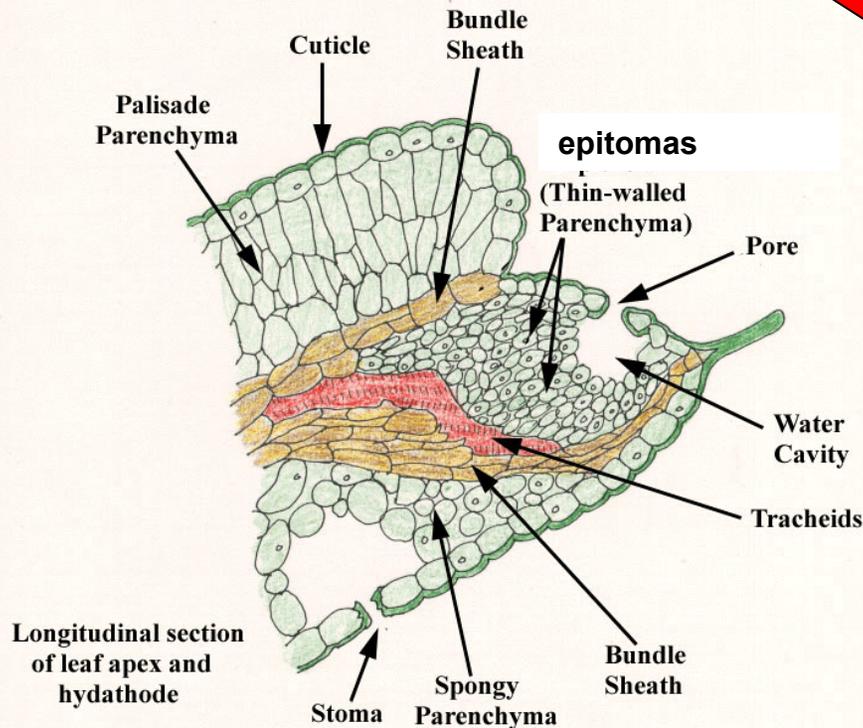
Gutaci3n: exudaci3n de fluido xilemático debido a la presi3n radicular. Dicha exudaci3n tiene lugar a trav9s de los **hidátodos** (estomas acuíferos; hom3logos a los aeríferos)



Leaf with guttation droplet from hydathode

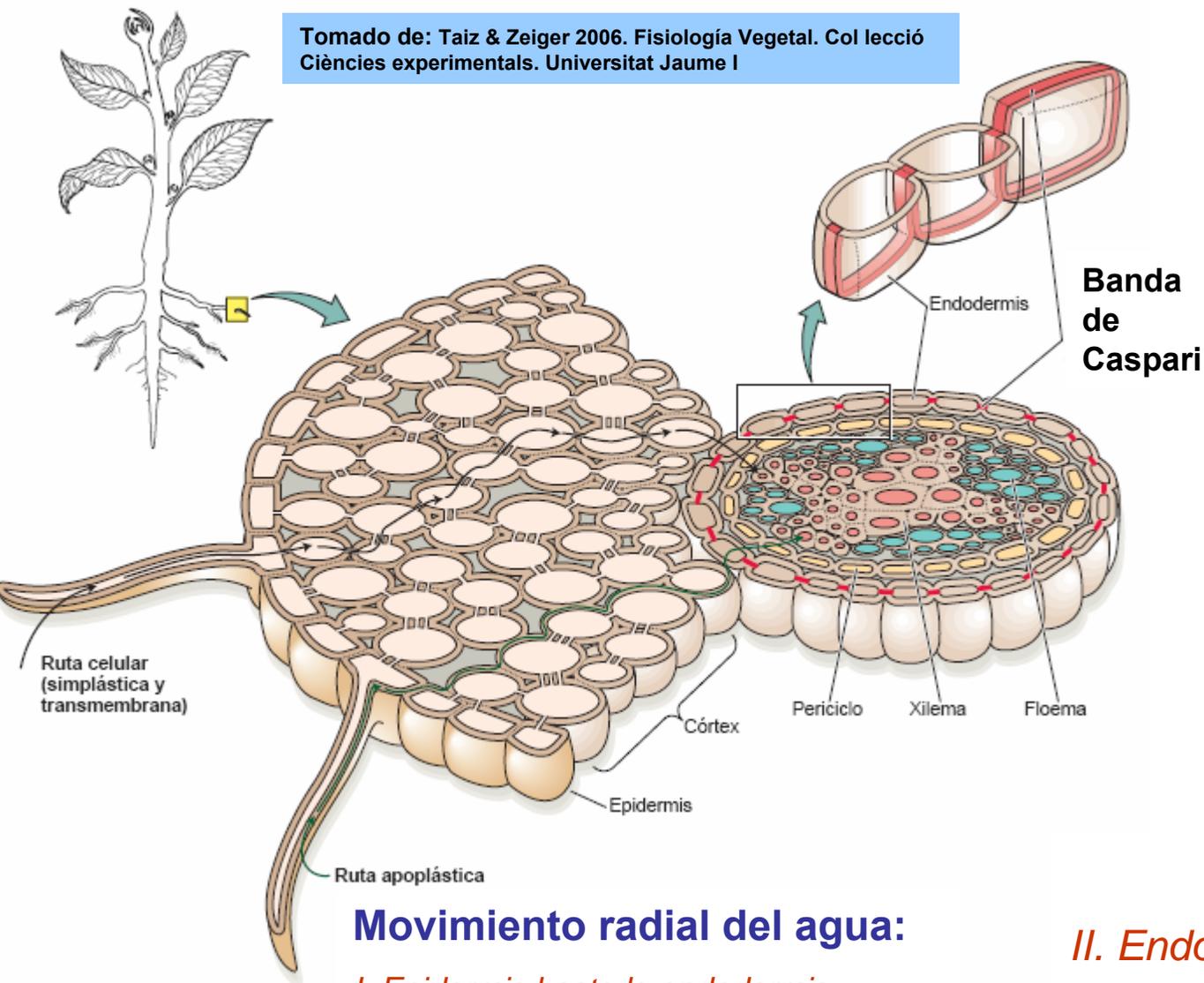


Imagen tomada de Campbell & Reece (2005). Biology. Pearson. Benjamin Cummings



Dos demostraciones prácticas de la existencia de la presi3n radicular

Exudaci3n de líquido por la superficie de corte de un tallo; esta exudaci3n se debe a la presi3n radical



- Función de barrera: impedir la difusión del agua y solutos vía apoplasto hacia el cilindro central
- Impermeabilizar el cilindro central

• **Osmómetro**

• **Presión radicular**

- 0.1 MPa → 10 m
- Circadiana, estacional
- No en todas las especies

Movimiento radial del agua:

I. Epidermis hasta la endodermis

- Apoplasto
- Simplasto
- Transmembrana

} $\Delta\Psi_s$

II. Endodermis-xilema

Transporte de H₂O e iones desde el parénquima (simplasto) al xilema (apoplasto)

Origina la presión radical si: disponibilidad de H₂O y baja transpiración

Transporte de agua a largas distancias (xilema)

Elementos del xilema

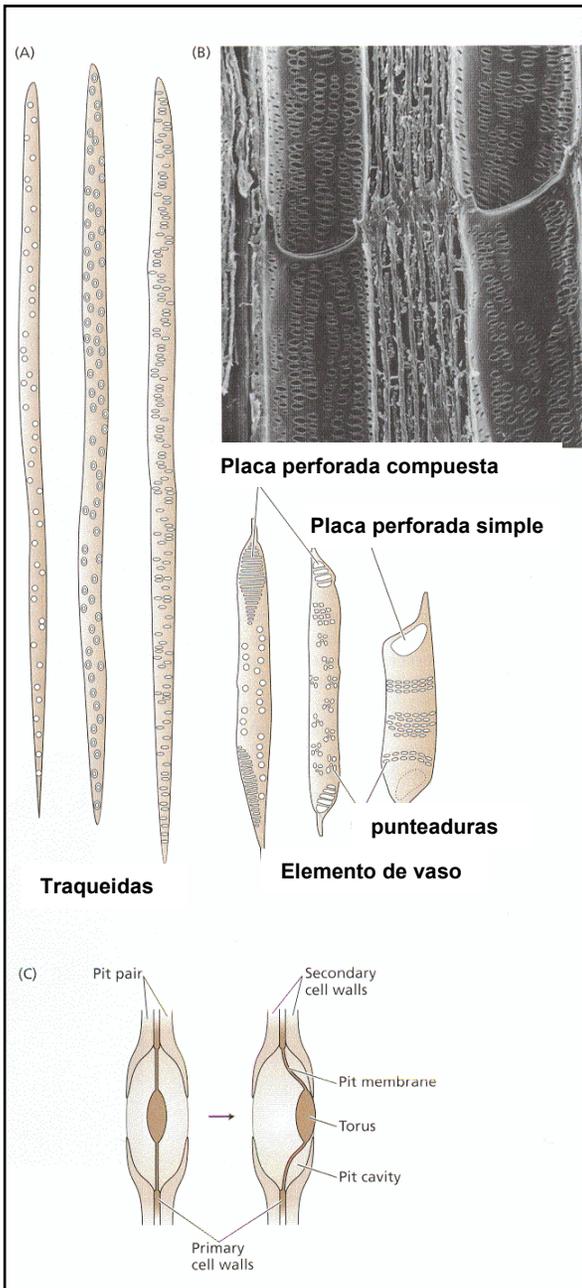
- **Traqueidas** (Gimnospermas y Angiospermas; \varnothing 30 μ m)
- **Elementos de vaso** (Angiospermas; \varnothing 20-800 μ m)

Características de los elementos del xilema

Anatomía especializada \rightarrow transporte eficaz H₂O

Estado funcional:

- Carecen de protoplasma
- Paredes reforzadas \rightarrow PC2 lignificada
- Comunicación \rightarrow **punteaduras** (PC laterales).
 - Regiones carentes de PC2
 - PC1 \rightarrow delgada y porosa
 - Gimnospermas:
 - Zona central engrosada \rightarrow **toro**
 - permite cerrar la punteadura \rightarrow impide expansión de las burbujas de gas (cavitación)



Flujo de agua a través de los elementos del xilema

Ecuación de Poiseuille

$$\text{Flujo (m}^3 \text{ s}^{-1}) = (\pi r^4 / 8 \eta) * (d\Psi_p / dx)$$

Xilema: sistema capilar

Ascenso de agua por capilaridad:

$$h = 14.9 \times 10^{-6} / r \rightarrow h = 0.5 \text{ m (} r = 30 \text{ } \mu\text{m)}$$

Ascensos de agua

- 100 m ($\Delta\Psi_p = 3.0 \text{ MPa}$)
- Flujos: 10-30 m h⁻¹



Eucalipto (*Eucalyptus regans*): 132 m

Sequoia sempervirens: 110 m



Flujo de agua a través de los elementos del xilema (cont.)

Ascenso de agua por el xilema

Presión radicular

- Ocurre baja transpiración
- No en todas las plantas
- Altura insuficiente para explicar el ascenso de agua en árboles

Capilaridad

Ascenso de agua por capilaridad:

$$h = 14.9 \times 10^{-6} / r \rightarrow h = 0.5 \text{ m (} r = 30 \mu\text{m)}$$

Teoría de la cohesión-tensión

- General tensiones superiores a los 3 MPa

Teoría de la tensión-cohesión

Fuerza motriz: Transpiración

$$(C_{wv}^{hoja} - C_{wv}^{aire})$$

- Generan **presiones hidrostáticas negativas** (succión de transpiración) en apoplasto de las células del mesófilo que **tira** de la columna de agua

- Debido a la **continuidad de la columna de agua** (esta tensión se propaga hasta la raíz y favorece la toma y el ascenso del agua

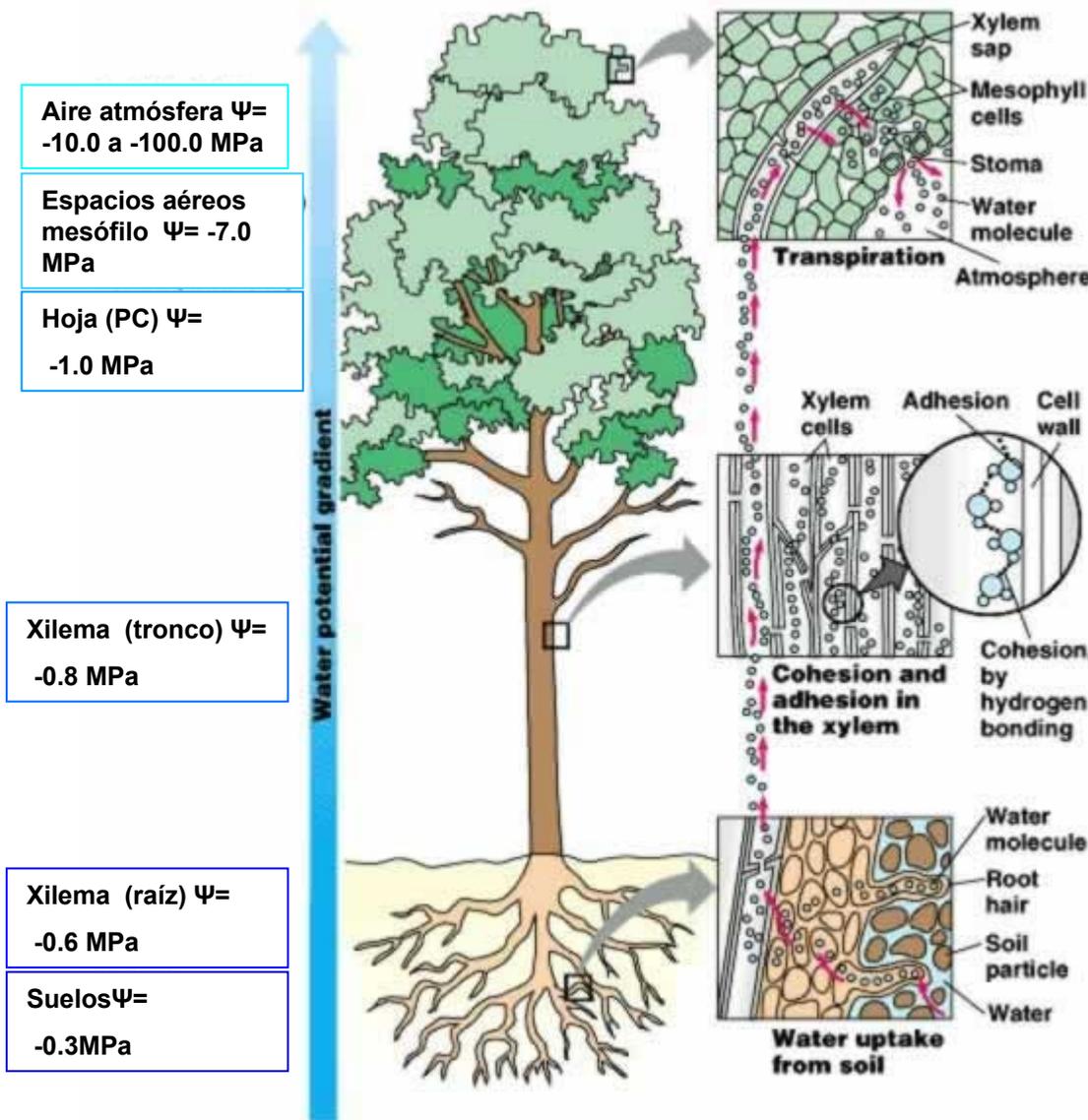
- continuidad del sistema vascular (xilema)

- Baja resistencia al transporte de agua (ausencia de protoplasma)

- Elevada fuerza de cohesión del agua

- Romper la columna de agua

- Tensiones -100 MPa (teóricas)



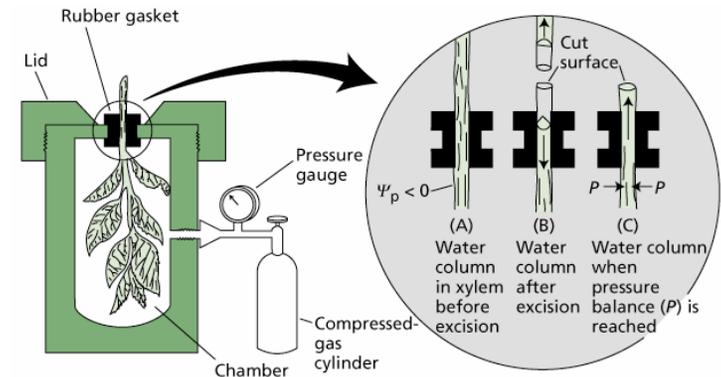
Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Teoría de la tensión-cohesión. Puntos críticos

- **Demostrar la existencia de tensiones en el xilema**
 - Cámara de presión
 - Tensiones en el xilema de -0.5 a -2.5 MPa

• **Necesidad de la ausencia de rotura (cavitación) de la columna de agua en el xilema.**

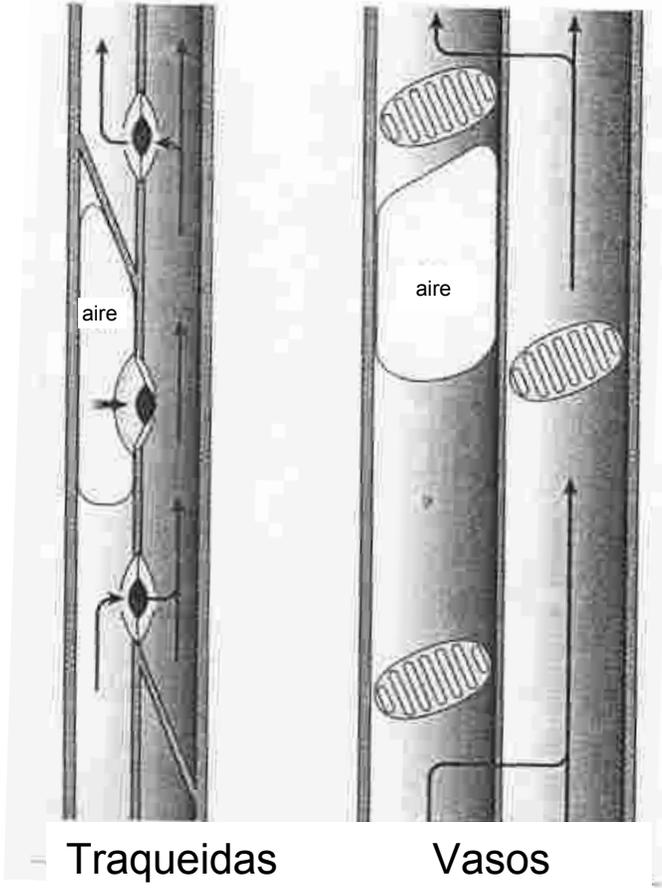
- Transpiración intensa → embolias gaseosas (ausencia de cohesión en gases)
 - detección acústica
 - Ultrasonidos. Milburn y Tyree



Cavitación. Incidencia

- **Condiciones de estrés hídrico:** transpiración intensa
- **Congelación del xilema.** La congelación del xilema en invierno puede conducir durante la descongelación a la formación de numerosas burbujas de aire
- **Infección por patógenos.**
 - Fúngicas. *Ceratocystis ulmi* (grafiosis)

¿Cómo pueden las plantas minimizar la cavitación?



- **La estructura de los vasos y las traqueidas dificulta la expansión de las embolias. Bloqueo de conductos afectados.**

- Elementos del xilema interconectados → extenderían por todo el sistema

- Las burbujas de gas → detenidas en las placas perforadas.

- Desplazamiento lateral del agua (evita el conducto bloqueado).

- **Eliminación de las embolias.**

- Si transpiración es baja → Ψ_p del xilema aumenta

- los gases pueden disolverse en la solución del xilema.

- **Formación de nuevo xilema.**

- Plantas crecimiento secundario:

- Formación anual de nuevo xilema

Transpiración

H₂O llega a las hojas:

- Pérdida de H₂O por transpiración (>98%)
- Entrada al floema (agua de crecimiento)

La transpiración: ¿es vital para el ascenso del agua?

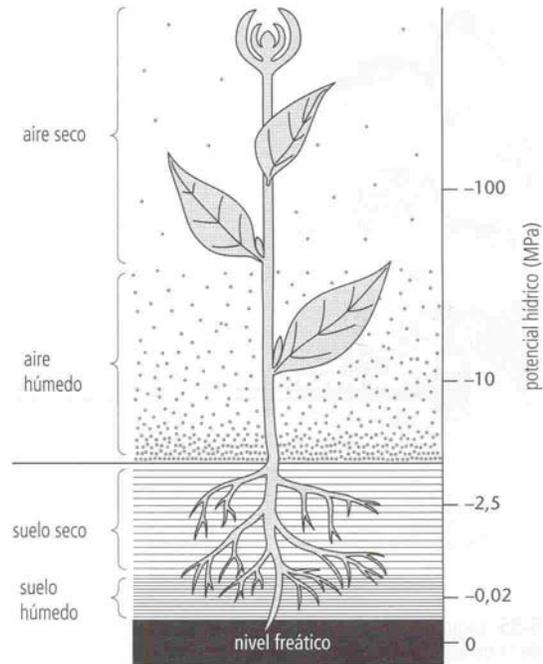
Noche: ● no transpiración

- corriente de agua en xilema

- **Presión radical**
- **Generación de Ψ s** muy negativos en mesófilo
- **Flujo de agua en el floema** (carga de floema)

Transpiración → mal irremediable

Transpiración cuticular y estomática



Ψ_w planta \rightarrow más próximo Ψ_w suelo

Magnitud de la transpiración

- Muy Importante

- Girasol \rightarrow 1 L/día soleado
- Abedul \rightarrow 400 L/día soleado

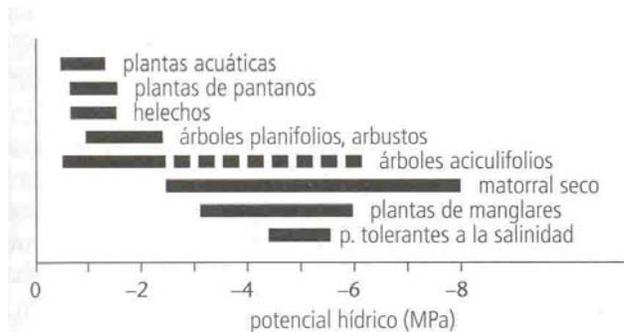
- Pérdida de H_2O . Por toda la superficie.

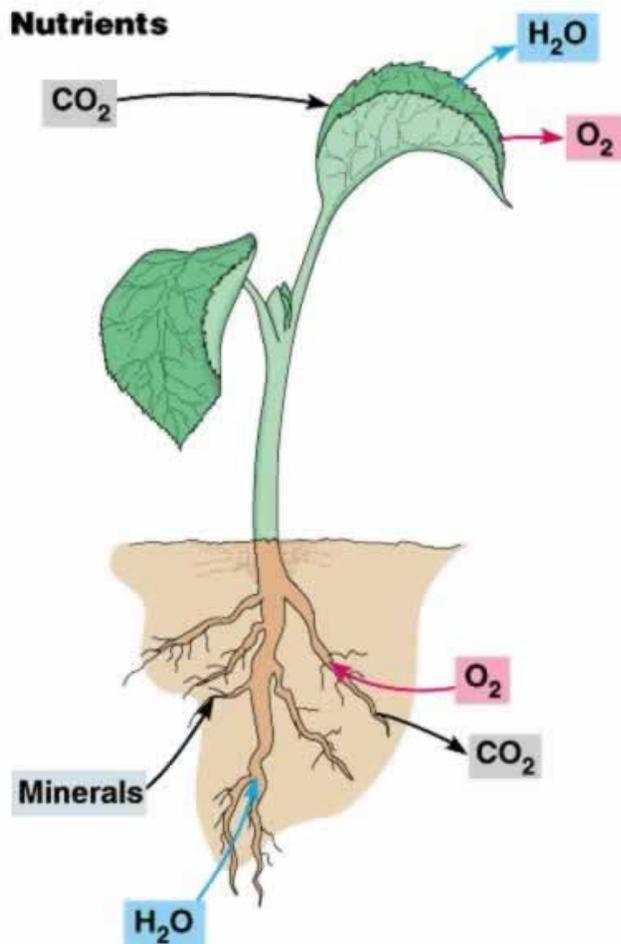
- **Epidermis: cutinizadas/suberificadas**

- Permeabilidad al H_2O 10^{-7} - 10^{-8} cm s $^{-1}$
- Desarrollo plantas homeohidas

- **Transpiración cuticular: baja**

- Plantas húmedas: < 10%
- Coníferas: 0.5%
- Cactáceas: 0.05%



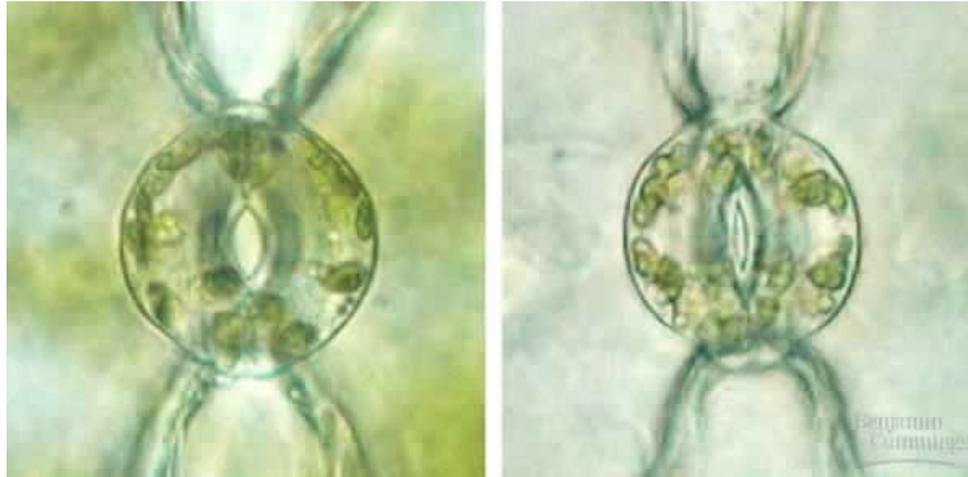


Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Revestimiento continuo de cutina o suberina

- Impediría la pérdida de H_2O por transpiración
- Impediría el intercambio gaseoso
 - Hojas (órganos principales donde tiene lugar el intercambio gaseoso)
 - Poros regulables → **estomas**
 - Tejidos lignificados
 - Poros no regulables → **lenticelas**

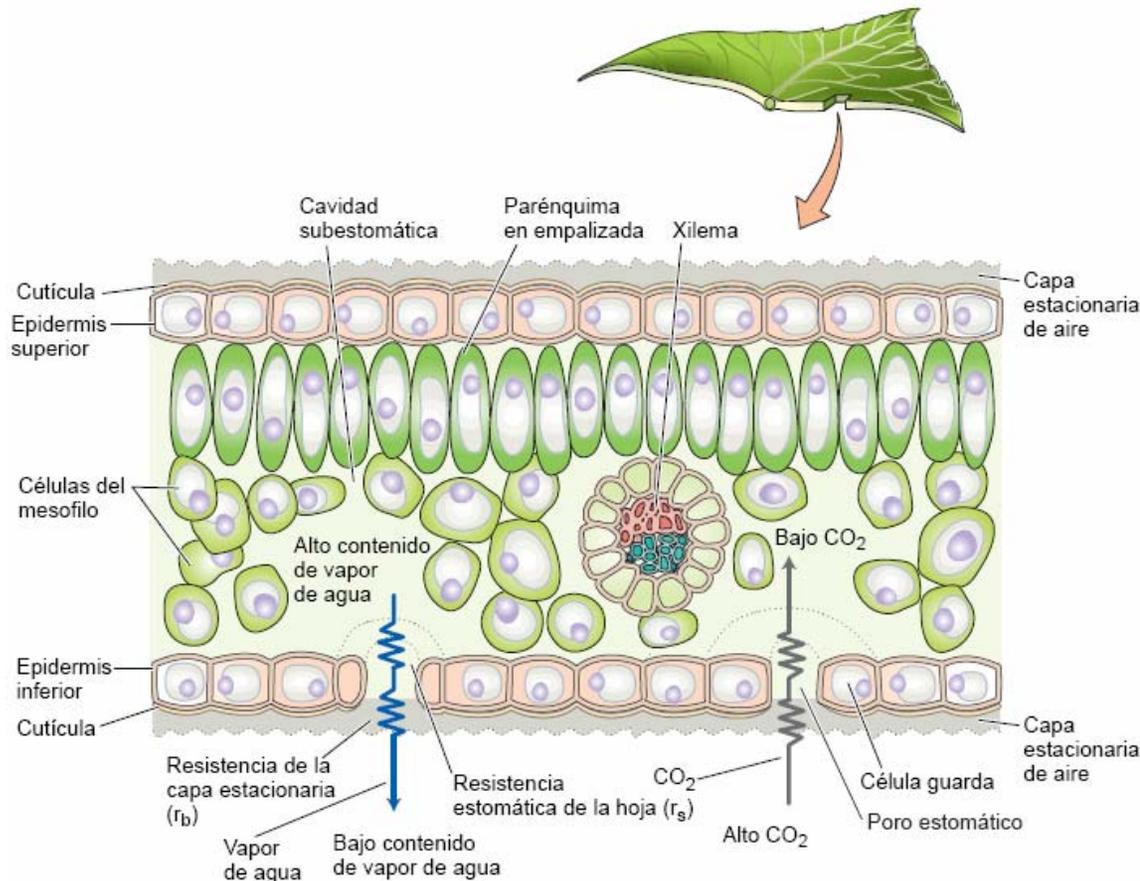
Transpiración estomática



Estomas

- Facilitar la toma de CO_2
 - Fotosíntesis
- Frenar la transpiración estomática
 - Vía principal de pérdida de H_2O → estomas
 - Si economía hídrica no es favorable → cierre de estomas

Transpiración: Etapas



- Evaporación del H₂O desde las PC del mesófilo a los espacios aéreos
- Difusión del vapor desde los espacios aéreos hasta el exterior

La transpiración depende de:

- Fuerza motriz de la transpiración

$$C_{wv}^{hoja} - C_{wv}^{aire}$$

- Resistencia a la difusión

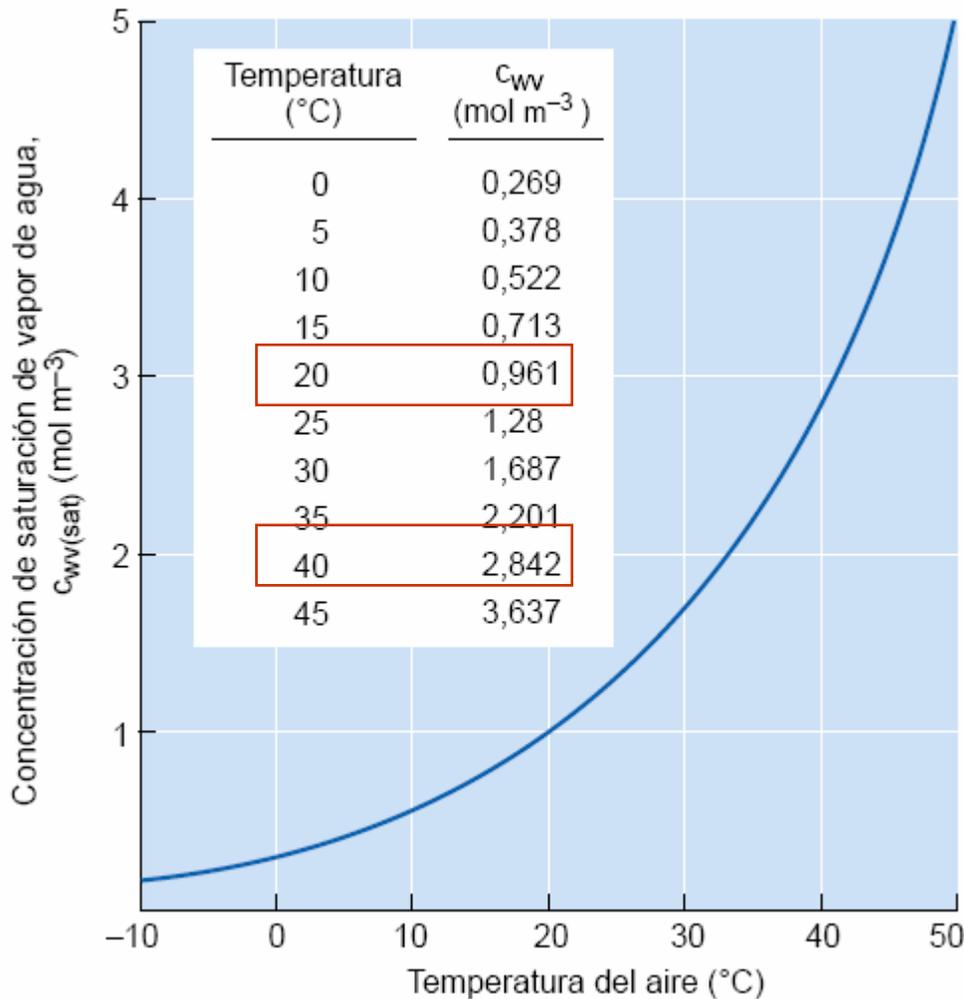
$$\Sigma r$$

Tasa de transpiración

$$Tr = \frac{C_{wv}^{hoja} - C_{wv}^{aire}}{\Sigma r}$$

Σr

Transpiración y temperatura



- Cuando **aumenta la temperatura aumenta la capacidad del aire para retener agua**
- Aumenta la diferencia de concentración de vapor entre la hoja ($HR \cong 100\%$) y el aire (menor concentración de vapor)

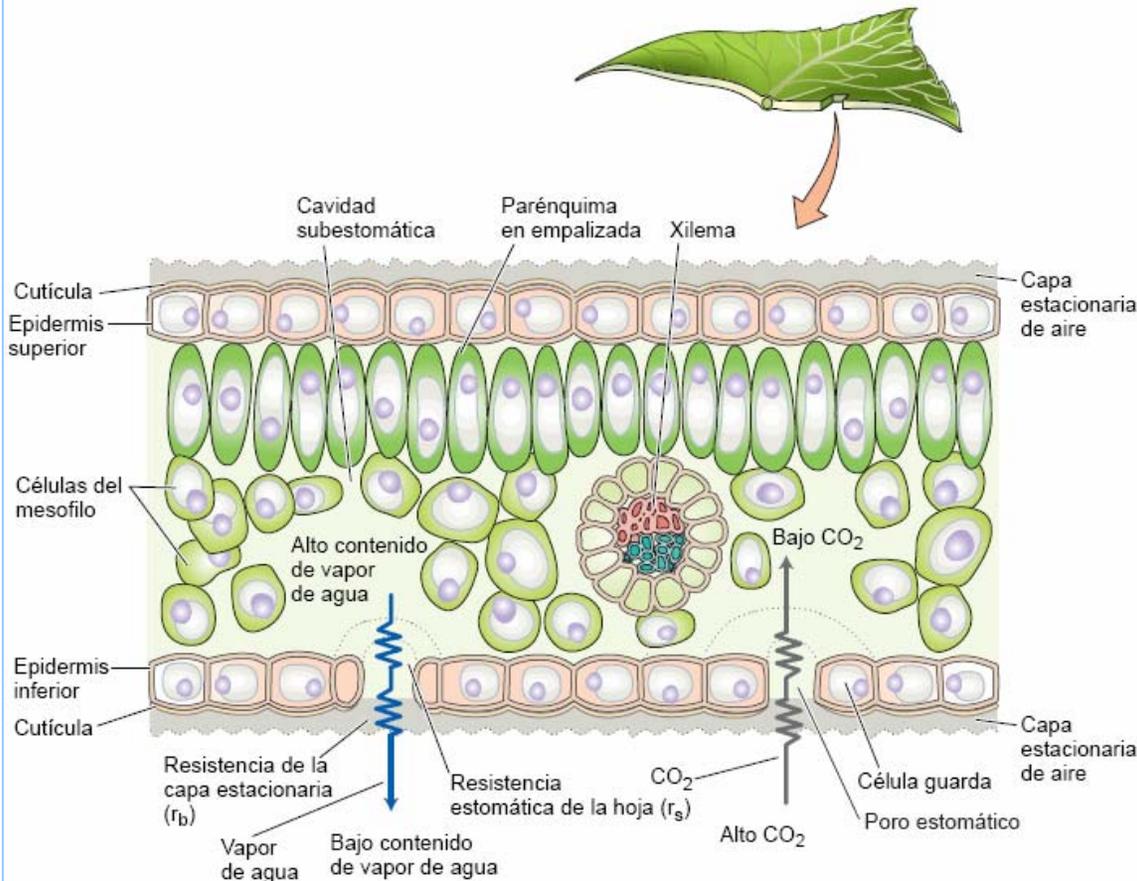
Efecto de la temperatura sobre la presión de saturación de vapor de agua (kPa) atmosférico (100% de humedad relativa). Se incluyen las presiones de vapor de agua para humedades relativas no saturantes.

Temperatura (°C)	Humedad relativa				
	100%	80%	50%	20%	10%
30	4.24	3.40	2.12	0.85	0.42
20	2.34	1.87	1.17	0.47	0.23
10	1.23	1.23	0.61	0.24	0.12

Efecto de la temperatura (T) y de la humedad relativa (RH) sobre el gradiente de presión de vapor entre la hoja y la atmósfera

Hoja	Atmósfera	$P^{\text{hoja}} - P^{\text{aire}}$
(A) T= 10°C P= 1.23 kPa RH= 100%	T= 10°C P= 0.61 kPa RH= 50%	0.61 kPa
(B) T= 20°C P= 2.34 kPa RH= 100%	T= 20°C P= 0.61 kPa RH= 26%	1.73 kPa
(C) T= 30°C P= 4.24 kPa RH= 100%	T= 20°C P= 0.61 kPa RH= 26%	3.63 kPa

Resistencias a la difusión del H₂O: La capa límite



Capa límite: capa de aire inmóvil adyacente a la superficie de la hoja

- Aire casi saturado de vapor
- Grosor de la capa límite
 - **Viento:** $\uparrow v \Rightarrow \downarrow$ grosor
 - **Anatomía foliar:** forma y tamaño
 - **Presencia de tricomas**
 - Permiten mantener el grosor de la capa límite

Adaptaciones estructurales en plantas xerófitas.

Hojas:

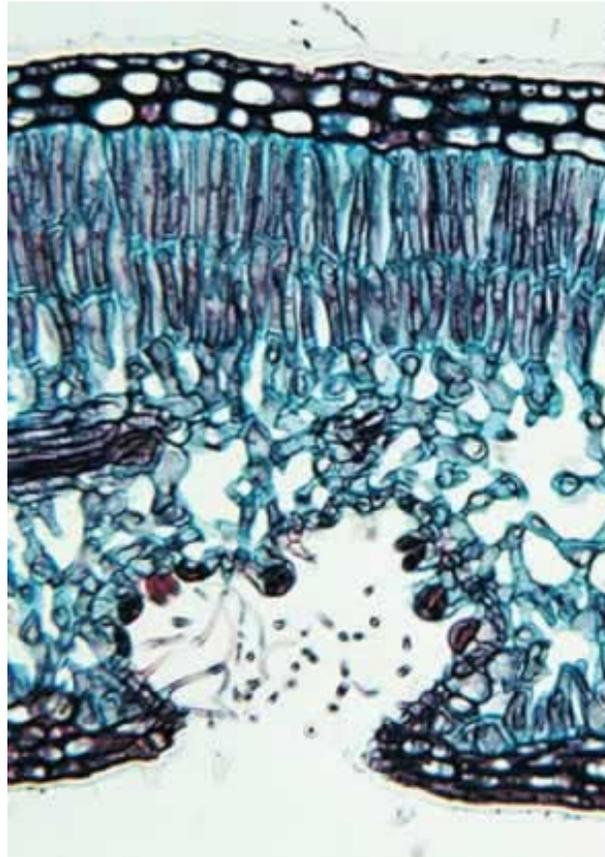
- pequeñas (reduce la superficie de transpiración)
- gruesa cutícula
- múltiples capas de tejido dérmico → reducen la pérdidas de agua

Estomas:

Criptas, una adaptación que reduce la velocidad de transpiración (protege los estomas del aire seco y cálido).

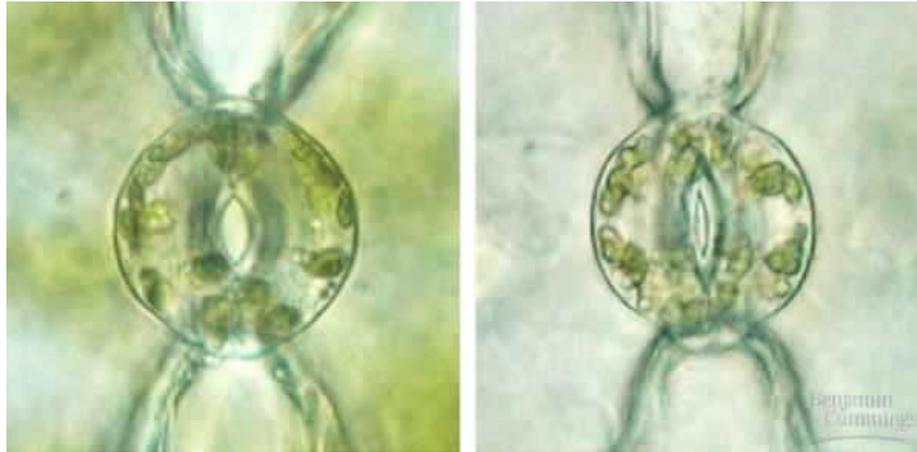
Tricomas:

- minimizan la transpiración al romper el flujo del aire,
- la cámara de la cripta tenga una humedad relativa mayor que la de la atmósfera



Nerium oleander (adelfa)

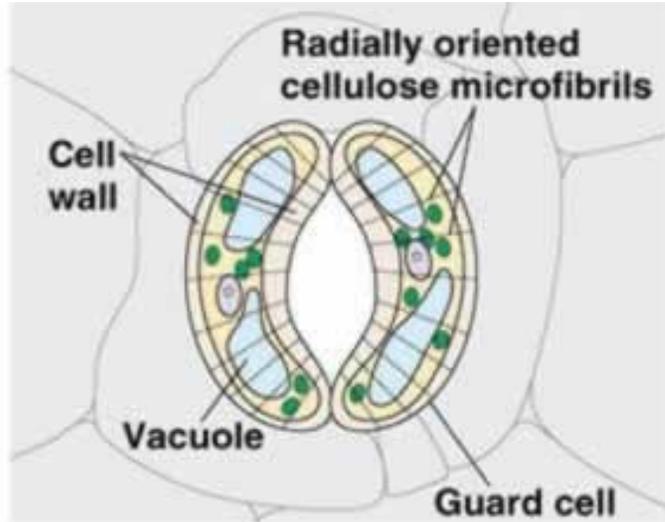
Resistencias a la difusión del H₂O: Los estomas



Estomas. Estructura

- 2 células oclusiva o de guarda
- Poro u ostiolo
 - Tamaño: cantidad de H₂O de las células oclusivas
 - Entrada de H₂O: abertura ostiolo
 - Salida H₂O: cierre ostiolo

Células turgentes/Estoma abierto



Células plasmolisis/Estoma cerrado



Imagen tomada de Campbell & Reece (2005). Biology. Pearson. Benjamin Cummings

Forma de la células oclusivas

- Depende de las propiedades de la PC
 - PC internas engrosadas (próx poro)
- Organización microfibrillas:
 - Radial → forma de arco
 - Pared interna menos elástica que la externa

Otras características

- Cloroplastos (almidón)
- No plasmodesmos → esencial para los rápidos cambios volumen

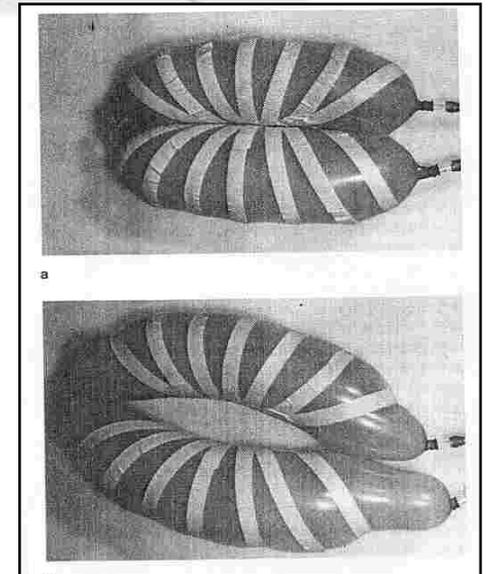


Imagen tomada de Salisbury & Ros (1992). Plant Physiology. Wadsworth Publishing

¿Cómo tiene lugar la abertura estomática?

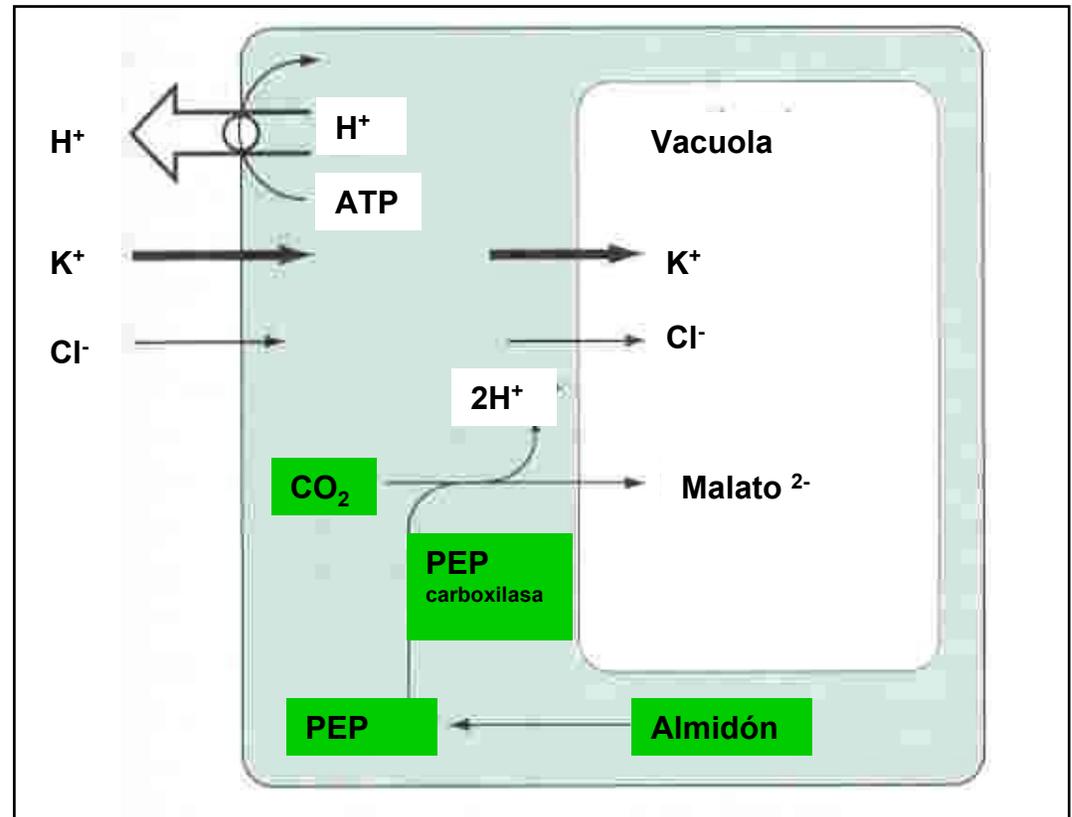
Disminución del Ψ_s

1. Bombeo de H^+ al apoplasto. ATPasa- H^+
2. Hiperpolarización de la membrana (-90 a -150 mV).
 1. Favorece la entrada masiva de K^+
3. Regulación de la carga eléctrica.
 1. Entrada de Cl^-
 2. Síntesis de malato
4. Disminución del Ψ_s . Entrada de H_2O . Aumento Ψ_p

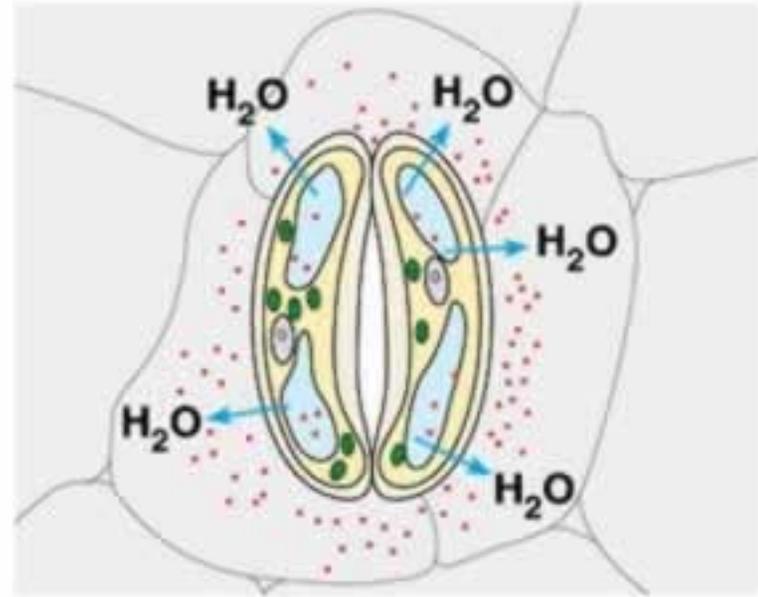
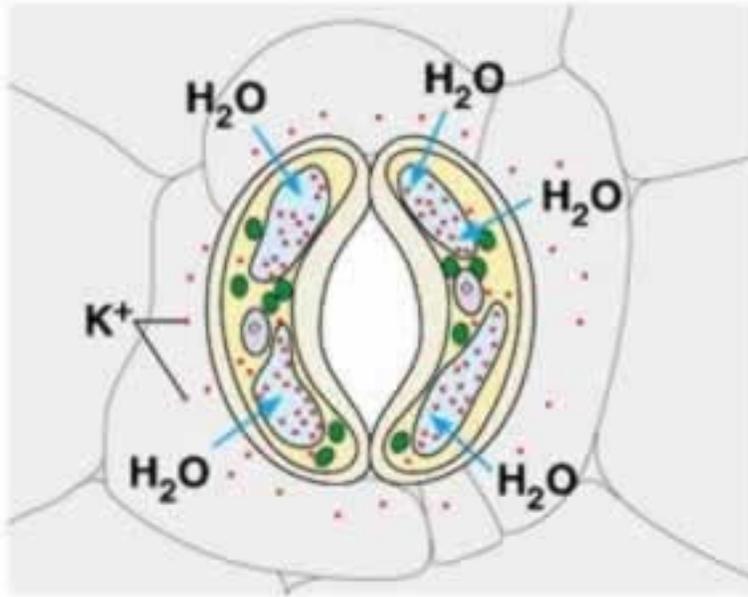
$$\Psi_w^{\text{oclusivas}} < \Psi_w^{\text{épidérmicas}}$$

El ATP procede:

- Fotofosforilación
- Fosforilación oxidativa



Cierre estomático



1. Detención bombeo H^+
2. Potencial de membrana (-20 a + 80 mV) \rightarrow despolarización
3. Apertura de los canales de salida de K^+
4. Cese síntesis de malato
5. Aumento Ψ s. Salida de H_2O . $\Psi_w^{\text{oclusivas}} > \Psi_w^{\text{épidérmicas}}$

Control de la apertura estomática. Balance H₂O-CO₂

Rasckle: “*Los estomas son los encargados de proveer la comida y de evitar la sed*”

Estomas

Facilitar la entrada CO₂ (reducción de la resistencia)

Controlar transpiración estomática (evitar la deshidratación planta)

$$g = m (A \text{ HR}) / C_i + b$$

g = conductancia estomática (apertura)

A = Fotosíntesis neta

HR = Humedad relativa del aire

C_i = Concentración de CO₂ intercelular

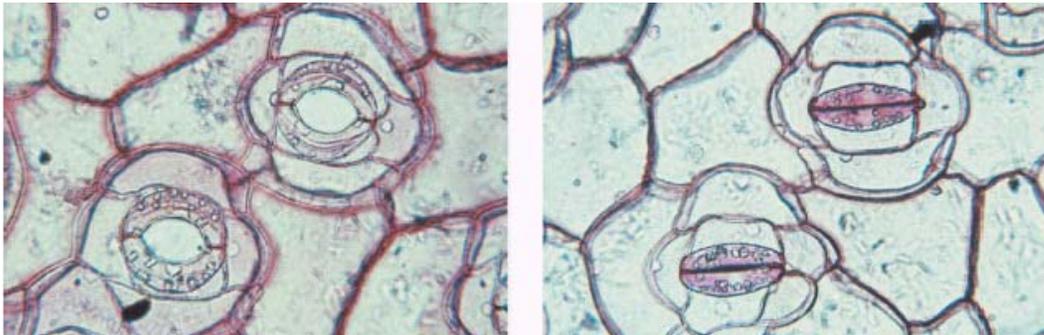


Imagen tomada de Buchanan et al. (2000). Biochemistry & Molecular Biology of Plants. ASPP

Factores que controlan cierre de estomas

Fuerte estrés hídrico: Cierre

- Estomas cerrados
- ABA (raíz) → cierre estomas
- aire seco

[CO₂]_i: Abertura

- Si C_i ↓ → abertura estomas

Luz: Abertura

- Fotosíntesis → C_i ↓
- Luz azul → activa la ATPasa-H⁺
- **ABA** inhibe la ATPasa-H⁺

Control artificial de la transpiración

- ***Promover el cierre de estomas (transplantes)***
 - ABA
 - Compuestos químicos:
 - diclorofenoles y arsenitos
- ***Creación de cubiertas continuas***
 - Pulverización de ceras
- ***Cultivo de plantas en ambientes de HR elevada***

Eficiencia en el uso del agua (WUE)

Relacionar producción/transpiración

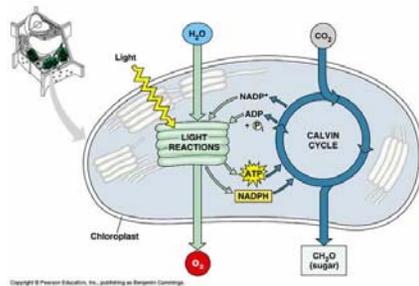
WUE = moléculas CO₂ fijadas/moléculas de H₂O perdidas

WUE plantas C₃ = 1/500; WUE plantas C₄ = 1/250; WUE plantas CAM = 1/50



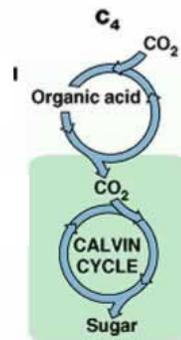
Sugarcane

Pineapple



Célula mesófila

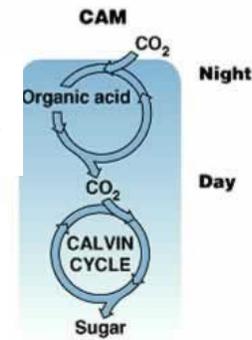
Célula vaina



Separación espacial de las dos etapas

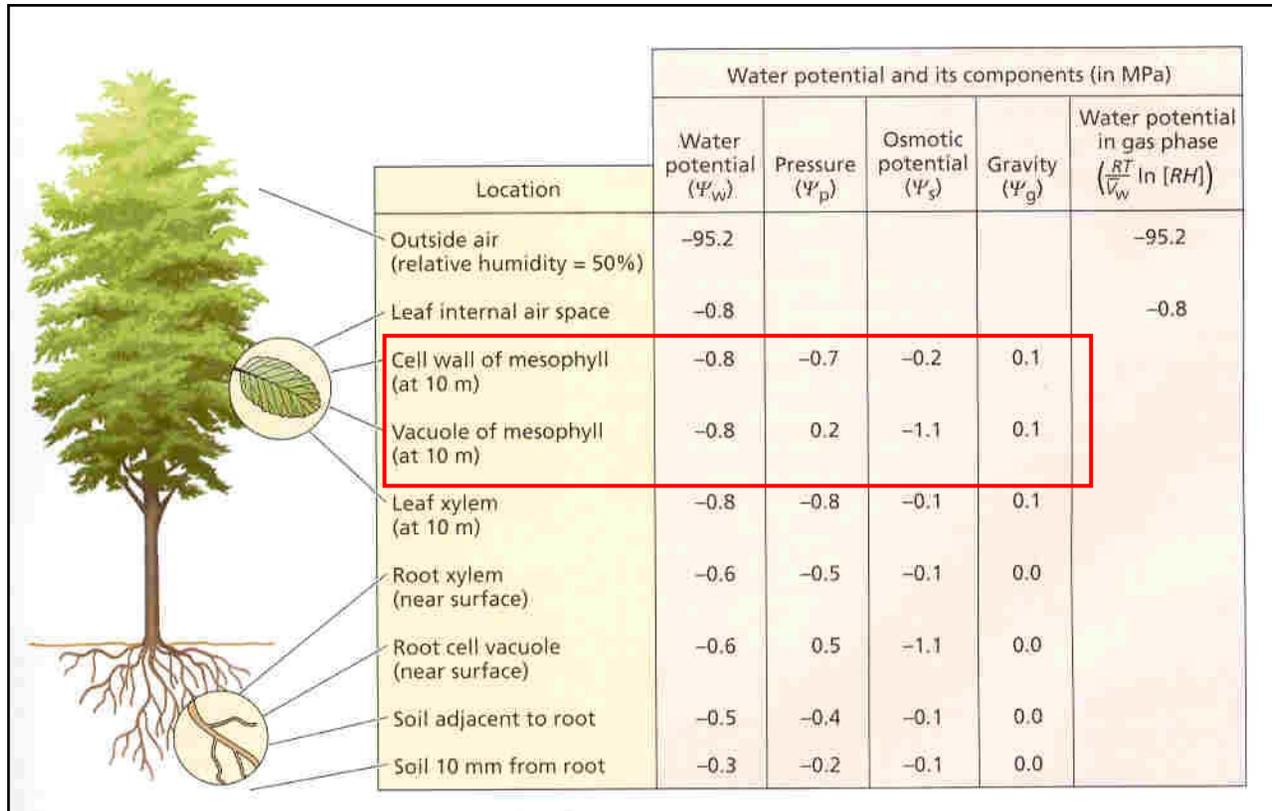
1 Incorporación de CO₂ a un ácido orgánico (4C)

2 Liberación del CO₂ a partir del ácido y entrada al Ciclo de Calvin



Separación temporal de las dos etapas

Continuo Suelo-Planta-Atmósfera (SPAC)



Disminución del Ψ_w desde el suelo hasta las hojas

Movimiento pasivo