

RELACIONES AGUA PLANTA EN EL SISTEMA SUELO-PLANTA-ATMOSFERA

Ricardo Romero*

INTRODUCCION

El agua es el constituyente mas abundante de una planta (85-95%). Es a la vez el mejor disolvente conocido, lo que es fundamental para la nutrición, y es imprescindible para muchas reacciones biológicas.

Sin embargo es un 'residente temporario' en la planta ya que esta siendo continuamente tomado del suelo y 'perdido' a la atmósfera. En una hora una hoja puede intercambiar con el aire hasta un 100% de su agua, y durante su ciclo puede perder un volumen de agua equivalente a 100 veces su masa.

Este proceso de pérdida de agua, llamado transpiración, permite mantener un organismo vivo dentro de los límites de temperatura aptos para su funcionamiento. La capacidad de absorber calor, o calor específico del agua, es lo que asegura suaves fluctuaciones de temperatura. Es interesante destacar que en términos de evolución, no es una casualidad el hecho de que la hoja sea a la vez el órgano encargado de la respiración y la fotosíntesis.

La absorción de agua del suelo es a la vez el único medio de importar minerales de la solución del suelo. Podríamos decir que la planta es una columna de retención, por la que deben pasar muchos litros de agua para poder interceptar los nutrientes necesarios.

PROPIEDADES DEL AGUA

Es un solvente extraordinario, debido a su pequeño tamaño molecular y a su natu-

raleza polar (Fig. 1). Posee a la vez una gran atracción electrostática entre moléculas debido a los enlaces entre hidrógenos. Este tipo de enlace le da las propiedades:

- 1- *Térmica*: Alto calor específico y calor latente de vaporización, que es la energía necesaria para separar las moléculas de la fase líquida a la fase gas (2.4 kcal/mol).
- 2- *Cohesiva*: Fuerte atracción entre moléculas.
- 3- *Adhesiva*: Atracción del agua a la fase sólida.
- 4- *Tensión superficial*: Condición que existe en la interfase líquido-gas donde las moléculas en la fase líquida están mas retenidas entre ellas que con aquellas en estado gaseoso.

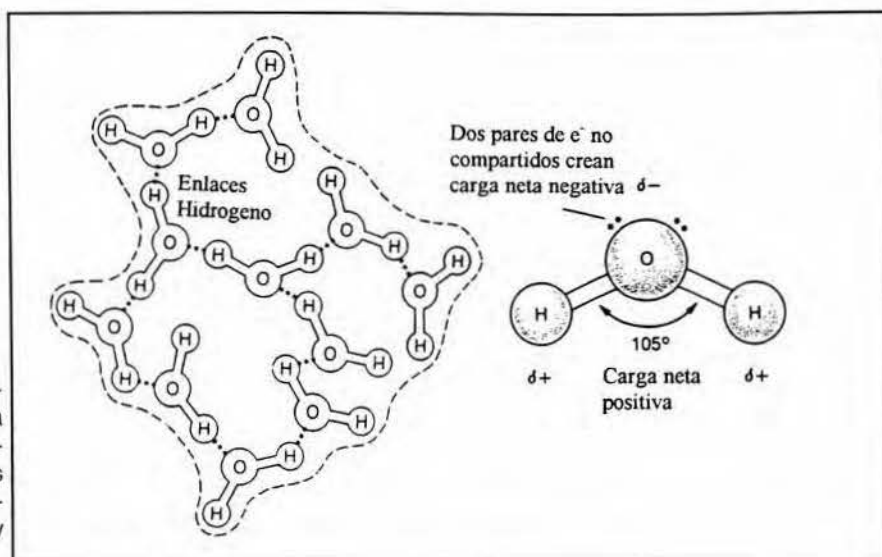
Estas propiedades determinan la extraordinaria fuerza de tensión del agua líquida, o sea su capacidad de resistir presión negativa o de succión.

TRANSPORTE DE AGUA

Existen tres procesos que gobiernan el transporte de agua:

- 1- *Difusión*: movimiento de moléculas a lo largo de un gradiente de concentración desde lugares de alta concentración hacia lugares de baja concentración (Ley de Ficks). La tasa de difusión es extremadamente lenta a medida que aumenta la distancia, por lo que la difusión por si misma no logra explicar el movimiento de agua a lo largo de la planta.

Figura 1. Diagrama de una molécula de agua y de los enlaces hidrógeno (Taiz y Ziegel, 1991).



2- Flujo de masa: movimiento de moléculas a lo largo de un gradiente de presión desde lugares de alta presión hacia lugares de baja presión.

3- Osmosis: movimiento espontáneo de agua a través de una membrana semipermeable en respuesta a gradientes de concentración y presión en forma aditiva.

Estos procesos llevan al concepto de potencial hídrico (Ψ), que es función de varios componentes,

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g + \Psi_r$$

donde Ψ_s es el potencial osmótico y depende de diferencias en la concentración de solutos, Ψ_p o potencial presión depende de diferencias en la presión hidrostática, Ψ_g es el potencial gravitacional y depende de diferencias en la altura o gravedad, y Ψ_r o estado de referencia es el potencial del agua pura, libre y a nivel del mar, el que por definición es igual a cero.

El movimiento del agua entre dos puntos es posible cuando existe una diferencia en el Ψ . Las moléculas se mueven desde el lugar de mayor hacia el de menor Ψ . A modo de ejemplo si colocamos una célula viva en agua pura el movimiento se da de la solución externa al interior, porque el Ψ en el interior de la célula es inferior al externo,

debido a la concentración de solutos. El movimiento cesa cuando se alcanza el equilibrio.

BALANCE HIDRICO

La planta al salir a la superficie se encuentra ante un dilema, la atmósfera es necesaria para acceder al CO_2 , pero ésta puede desecarla. Para resolverlo debe maximizar la absorción de CO_2 y minimizar las pérdidas de agua (Osmond *et al.*, 1987).

Como consecuencia, en términos de evolución, puede 'optar' entre :

1- Un mecanismo de absorción de CO_2 : CAM (cactus), C4 (maíz) o C3 (trigo).

2- Disminuir el radio de los vasos del xilema o mecanismos de bloqueo de flujo de agua en sistema vascular (sorgo) (Aloni y Griffith, 1992)

3- Posición de hojas (modificando el balance de energía), ajuste osmótico (capacidad de absorber y retener agua) u otros.

Por supuesto en la naturaleza es común observar una combinación de éstos.

En todos los casos el agua debe ser absorbida del suelo, donde se establece una competencia entre la raíz y la fase sólida del suelo.

El contenido de agua disponible en el suelo para las plantas es comúnmente conocido como la diferencia entre el contenido de agua a capacidad de campo, definida anteriormente, y el punto de marchitez permanente (PMP) que es el contenido de agua al cual las plantas no recuperan turgencia al ser rehidratadas.

El PMP está relacionado a los componentes del potencial hídrico en la planta. El potencial en la célula (Ψ_c) es función de la turgencia (Ψ_T) que mantiene la célula activa, dado que una célula con Ψ_T cero no puede crecer; y del Ψ_s que depende de la concentración de solutos en el interior de la célula y es siempre negativo. El Ψ_T debe ser al menos levemente positivo para mantener crecimiento celular (Nonami y Boyer, 1989). Si el potencial del suelo varía entre -0.01 MPa a capacidad de campo y 1 MPa cuando el suelo está seco, el Ψ_s debe ser al menos menor a la suma $\Psi_{\text{suelo}} + \Psi_T$ para que exista absorción.

La única 'posibilidad' que la planta tiene de reducir su Ψ_s es producir azúcares (solutos). Esto es una propiedad de la planta y varía entre especies y variedades, por lo que el PMP no es una característica del suelo sino que depende de la sp. y variedad (Turner y Kramer, 1980).

ABSORCION DE AGUA POR LAS RAICES

Para que exista una efectiva absorción de agua por la raíz es esencial un íntimo contacto entre la superficie radicular y el suelo, lo que se maximiza por el crecimiento de pelos radiculares, para lo que es fundamental el mantenimiento de la turgencia (Fig. 2).

Al contacto con la raíz, el movimiento de agua se realiza a través de dos vías:

1- *Apoplástica*, a través de las paredes celulares,

2- *Intercelular*, donde el agua entra consecutivamente por un extremo de la célula y sale por el opuesto atravesando la membrana (*Intercelular*) o a través del plasmodesma (*Simplástico*).

En la endodermis el transporte apoplástico es bloqueado por la banda caspariana (suberina) de manera que toda molécula debe necesariamente atravesar la membrana plasmática y entrar al citoplasma para poder llegar al tejido xilemático (Fig. 3).

El xilema es un tejido que está compuesto por vasos y traqueidas sin membranas, formando un delgado capilar por el cual se

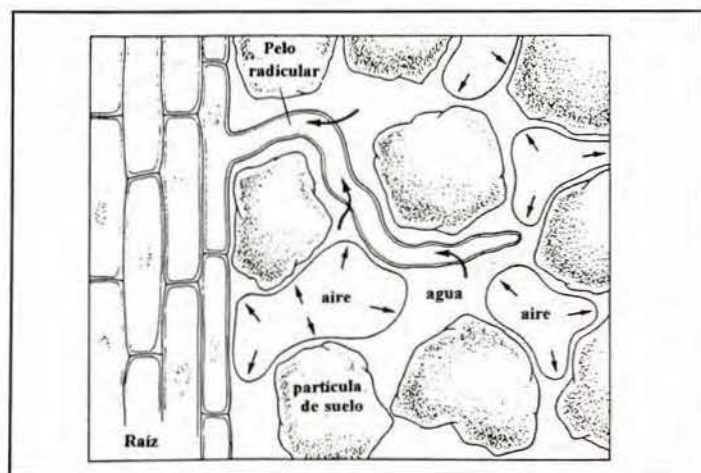


Figura 2. Los pelos radiculares permiten un íntimo contacto con la fase sólida del suelo y amplían la superficie necesaria para la absorción de agua de las plantas (Taiz y Ziegel, 1991).

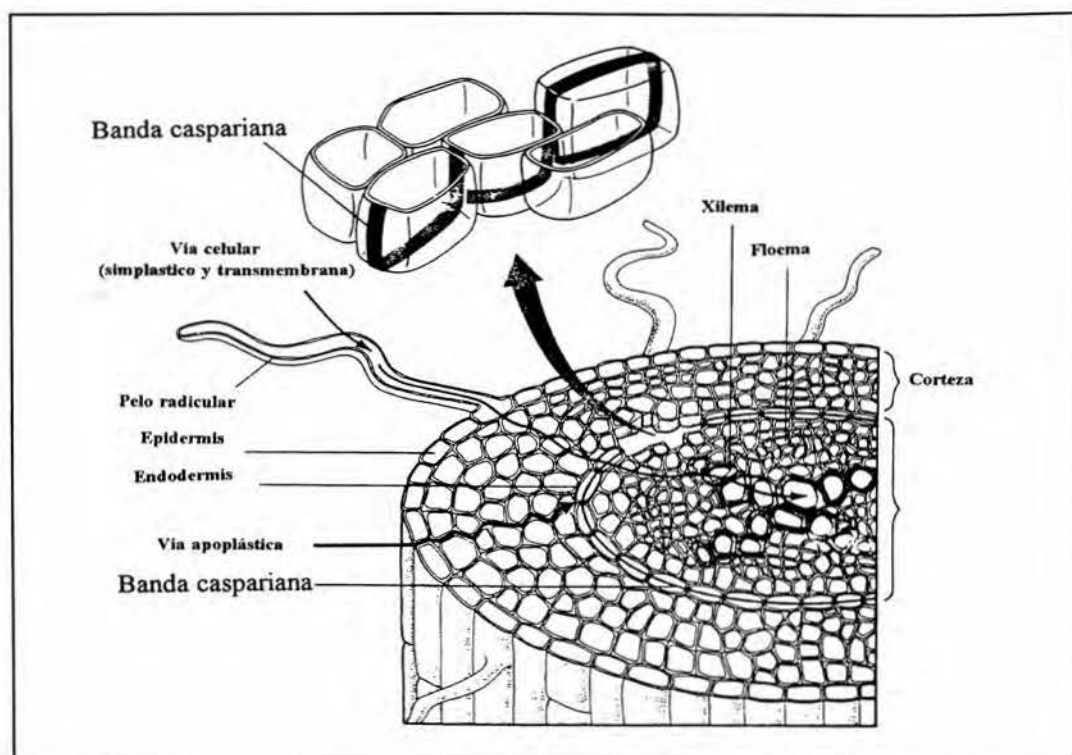


Figura 3. Vías de entrada para la absorción de agua de las raíces (Taiz y Ziegler, 1991).

produce el transporte de agua y solutos hacia los tejidos de crecimiento (Jenner, 1992).

La absorción de iones aumenta el Ψ_s en el xilema, generándose la fuerza necesaria para la absorción de agua, lo que resulta en el incremento de la presión hidrostática.

Este complejo sistema puede simplificarse si consideramos la raíz en su conjunto como una simple membrana selectiva con su conductividad hidráulica.

Muchos estudios demuestran que la conductividad decrece cuando disminuye la tasa de respiración (por anaerobiosis).

Otros trabajos muestran que cuando una planta joven es cortada a nivel del suelo el tallo presenta una exudación debido a la presión positiva en el xilema, lo que se conoce como *presión radicular*. Este fenómeno es entendible si se conoce la naturaleza del movimiento de agua desde la raíz. Al interrumpir la demanda la acumulación de solutos en el xilema eleva Ψ_s , lo que en valores relativos determina una disminución

del Ψ en el xilema por lo que aumenta la absorción de agua.

MOVIMIENTO DEL AGUA EN EL SISTEMA VASCULAR XILEMA

El agua es conducida a través del xilema donde el gradiente de Ψ requerido para el transporte es mucho menor que el requerido a través de células vivas.

La fuerza motriz es la presión negativa desarrollada en la pared de las células de las hojas cuando el agua se evapora, generándose un gradiente de presión de succión a lo largo de la planta. No existen grandes diferencias ni en concentración de solutos (Ψ_s) ni en la altura (Ψ_g).

Es importante considerar que el transporte se da por un tejido como el xilema, donde no existen membranas, porque si el xilema fuera de células vivas, la resistencia hidráulica sería sensiblemente mayor, y el costo también.

Como se dijo anteriormente, el agua tiene una gran capacidad de resistir presión negativa o de succión. Sin embargo, bajo condiciones extremas de demanda atmosférica, la columna de agua en este tejido esta sometida a una presión tal que puede ocurrir cavitación o formación de burbujas de aire al quebrar la tensión de la columna. Esto está también relacionado al diámetro de los vasos del xilema, de manera que a mayor diámetro menor la presión de succión a la que ocurre formación de burbujas (Fig. 4).

La cavitación, si bien no interrumpe el flujo de agua, disminuye sensiblemente la conductividad hidráulica en el xilema. Mediante el uso de micrófonos de ultrasonido es posible escuchar la formación de burbujas, y por lo tanto identificar variedades susceptibles (Milburn, 1979).

EVAPORACION A NIVEL DE HOJA

El agua así transportada se mueve en la hoja por difusión hacia el estoma, donde la

perdida de agua a la atmósfera esta gobernada por el gradiente absoluto en la concentración de vapor de agua (Fig. 5).

La conductancia estomática regula a la vez las pérdidas de vapor de agua y el ingreso de CO_2 , por lo que su función es no solamente minimizar la transpiración, sino también maximizar la fotosíntesis.

TRANSPORTE DE FOTOSINTATOS A NIVEL DE FLOEMA

Floema es el tejido por el cual se translocan los productos de la fotosíntesis (azúcares, aminoácidos y amidas entre otros) desde la fuente (hoja) hacia lugares de utilización llamados "fosas metabólicas" (i.e. granos).

En el caso de granos es claro que el transporte de asimilados no se da a lo largo de un "torrente" de agua ya que el grano no es un órgano evaporante (Westgate y Boyer, 1986).

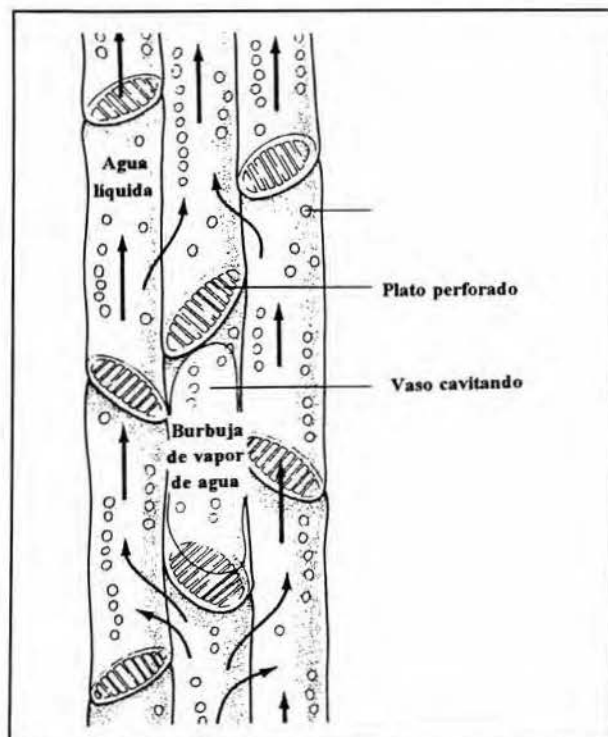


Figura 4. Desvíos alrededor de una burbuja de vapor en vasos de xilema causada por cavitación (Taiz y Ziegel, 1991).

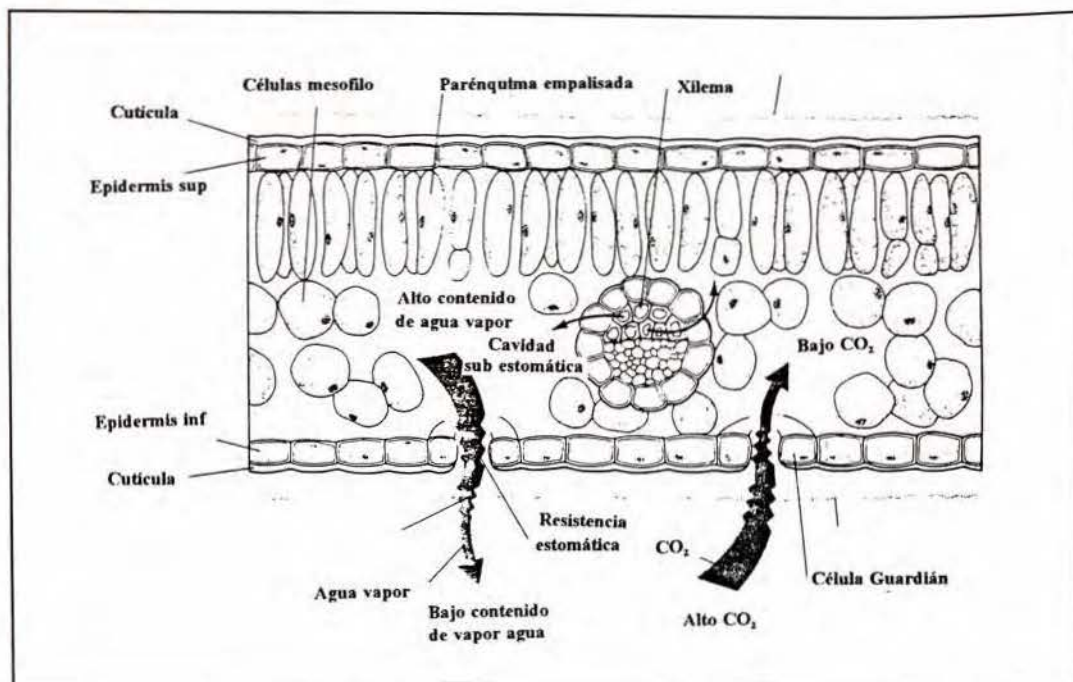


Figura 5. Vías de flujo de agua en la hoja (Taiz y Ziegler, 1991).

En la figura 6 puede observarse que en la fuente los azúcares son volcados activamente hacia el floema, y la acumulación de solutos determina un aumento en la presión osmótica (Ψ_s), por lo que el agua entra desde el xilema hacia el floema por osmosis aumentando la presión de turgencia. En la fosa los azúcares son descargados hacia el grano donde son utilizados, por lo que el agua abandona el floema hacia el xilema, resultando en una disminución de la presión hidrostática. El movimiento de solutos se da por un flujo de masa desde la fuente donde hay alta presión hacia la fosa donde hay baja presión.

Por lo tanto para que haya un eficiente proceso de descarga de asimilados hacia el grano es esencial una continua circulación de agua entre el xilema y el floema.

Esto explica la dependencia del aporte de agua en floración en maíz ya que la interrupción en el flujo de agua bloquea el transporte de asimilados hacia los granos en formación (Grant *et al.*, 1989).

En el caso del maíz el suceso en la formación de granos (fosa) ocurre en un

período reducido, de ahí su gran sensibilidad a la falta de agua en este período (Claassen y Shaw, 1970).

CONSIDERACIONES PRACTICAS DE ESTE PROCESO

El éxito del proceso productivo en cultivos está relacionado a la cantidad total de agua que la planta puede transpirar.

Experimentos en maíz muestran que bajo restricción hídrica en floración, algunos genotipos son capaces de extraer mas agua, mantener un adecuado flujo en xilema y por lo tanto mayor conductancia estomática (intercambio de agua-vapor y CO₂ con la atmósfera) y fotosíntesis. También se encontró que el cierre de estomas impide la circulación de agua entre xilema y floema, bloqueando el transporte de asimilados hacia los órganos de consumo antes que ocurra una limitación en el aporte de CO₂ o la tasa fotosintética (Lauer y Boyer, 1992).

A igualdad de otros factores como profundidad y masa radicular, ante un déficit hídrico, el mantenimiento de la extracción

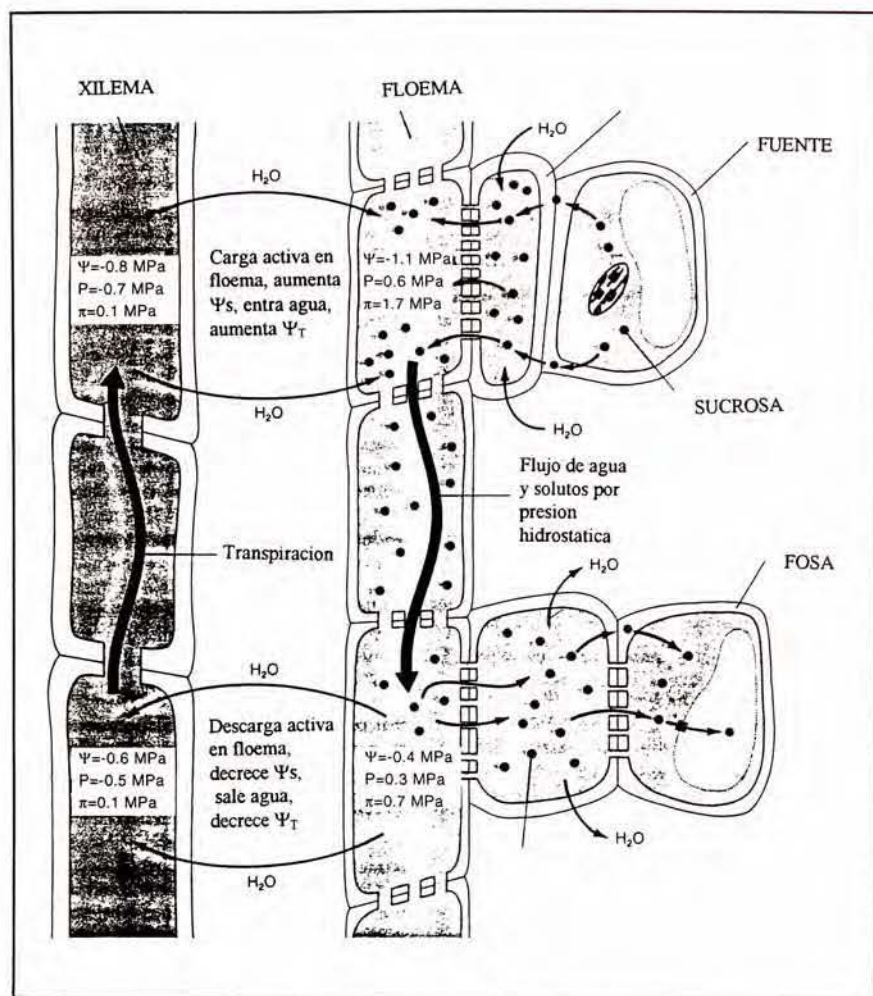


Figura 6. Vías de flujo de agua y sucrosa en el sistema xilema-floema desde la fuente hacia la fosa metabólica (grano) (Taiz y Ziegler, 1991).

de agua por las raíces y el flujo hacia las hojas es posible si el cultivo o variedad es capaz de competir mejor con el suelo a bajos Ψ . Para ello la planta debe mantener un armonioso desequilibrio entre el Ψ en el suelo y la demanda atmosférica.

Si consideramos las condiciones climáticas y tipos de suelos de Uruguay vemos que en invierno existe un período de recarga de agua en el suelo con contenidos hídricos en el suelo máximos, donde la demanda atmosférica es mínima. En este período la falta de agua no es factor limitante.

Sin embargo, durante el verano se da una descarga pronunciada en el contenido de agua de los suelos, que es mínima en el mes de enero, momento en el que la evaporación es máxima.

Comprendido el proceso de transporte de agua, podemos entender los riesgos de hacer coincidir el momento de máxima demanda de un cultivo, por ejemplo la floración en maíz, con la época en que la diferencia entre Ψ en el suelo y demanda atmosférica es máxima, en el mes de enero.

De ahí que históricamente en promedio, los rendimientos de épocas de siembra tempranas, con floraciones a mediados de diciembre, son mayores que aquellas siembras en las que la floración ocurre durante el mes de enero, donde si bien la demanda es máxima, el contenido hídrico en el suelo es mínimo y operan todos los mecanismos de defensa contra la desecación, interrumpiéndose el proceso productivo.

De la misma manera se puede comparar el verano 88-89, donde se dieron importantes déficits hídricos, con el verano siguiente. Si comparamos éste verano con el siguiente (89-90) vemos que el régimen de lluvias determinó un aumento en la transpiración del orden de 2.3 veces mientras que a nivel nacional el rendimiento promedio de maíz se multiplico por 2.4 (cuadro 1).

El maíz es un caso extremo de sensibilidad a la falta de agua (Claassen y Shaw, 1970), lo que puede verse en los rendimientos experimentales de La Estanzuela (Fig. 7). Vemos que el cultivo de mas variación es el maíz (CV 37%), le sigue el girasol (CV 28%) y por ultimo el sorgo (CV 20%).

En maíz los rendimientos se relacionan negativamente con el déficit hídrico durante el mes de enero ($R^2=33\%$) mientras que en sorgo esta relación es menor ($R^2=5\%$).

Esta mayor sensibilidad del maíz ante los déficit hídricos puede ser explicada por la reproducción en maíz (fecundación cruzada con estructura masculina y femenina separadas) y la posible desincronización entre polinización y emergencia de barbas. En el caso del sorgo además cuentan otros

factores como densidad radicular (Miller, E.C. 1916), anatomía de xilema o zonas de seguridad definidas por Aloni y Griffith (1990), y ajuste osmótico contribuyen a la mayor tolerancia de la especie a los déficit hídricos.

CONCLUSIONES

Desde el punto de vista productivo es importante que un cultivo sea capaz de extraer agua del suelo y transpirarla de manera de poder captar la mayor cantidad de CO_2 sin desecarse y permitir el transporte de azúcar a las fosas o granos. Para ello el cultivo debe ser capaz de mantener la extracción de agua del suelo a bajos contenidos.

Sin embargo para la planta no es prioritario producir, sino perpetuar la especie, para lo que dispone de todos los mecanismos de protección.

Para disminuir los riesgos de producción, es necesario entender los procesos que ocurren en los cultivos, y adaptar las practicas de manejo que permitan una producción económicamente viable.

Cuadro 1. Rendimientos nacionales, y balance hídrico durante el mes de enero en la Est. Exp. La Estanzuela (Fuentes: DIEA y Agroclimatología, INIA La Estanzuela).

Año	Rend. Nac.	A. Disp.	ETR	ETP	ETR/ETP
88-89	788	11.3	50.4	229.4	0.22
89-90	1891	61.2	114.7	198.4	0.58
90-91	1780	58.2	99.9	173.6	0.57
91-92	1563	63.0	97.1	162.4	0.60
92-93	1964	50.4	99.9	187.2	0.53
93-94	1630	59.2	96.5	164.5	0.59

Abrev.: Rend. Nac.: Rendimiento promedio nacional elaborado por DIEA.

A.Disp.: Contenido de agua disponible a 60 cm para un suelo del área de La Estanzuela.

ETR: Evapotranspiración real para un suelo del área de La Estanzuela.

ETP: Evapotranspiración estimada Penman para el área de La Estanzuela.

ETR/ETP: Relación transpiración/demanda atmosférica para el área de La Estanzuela.

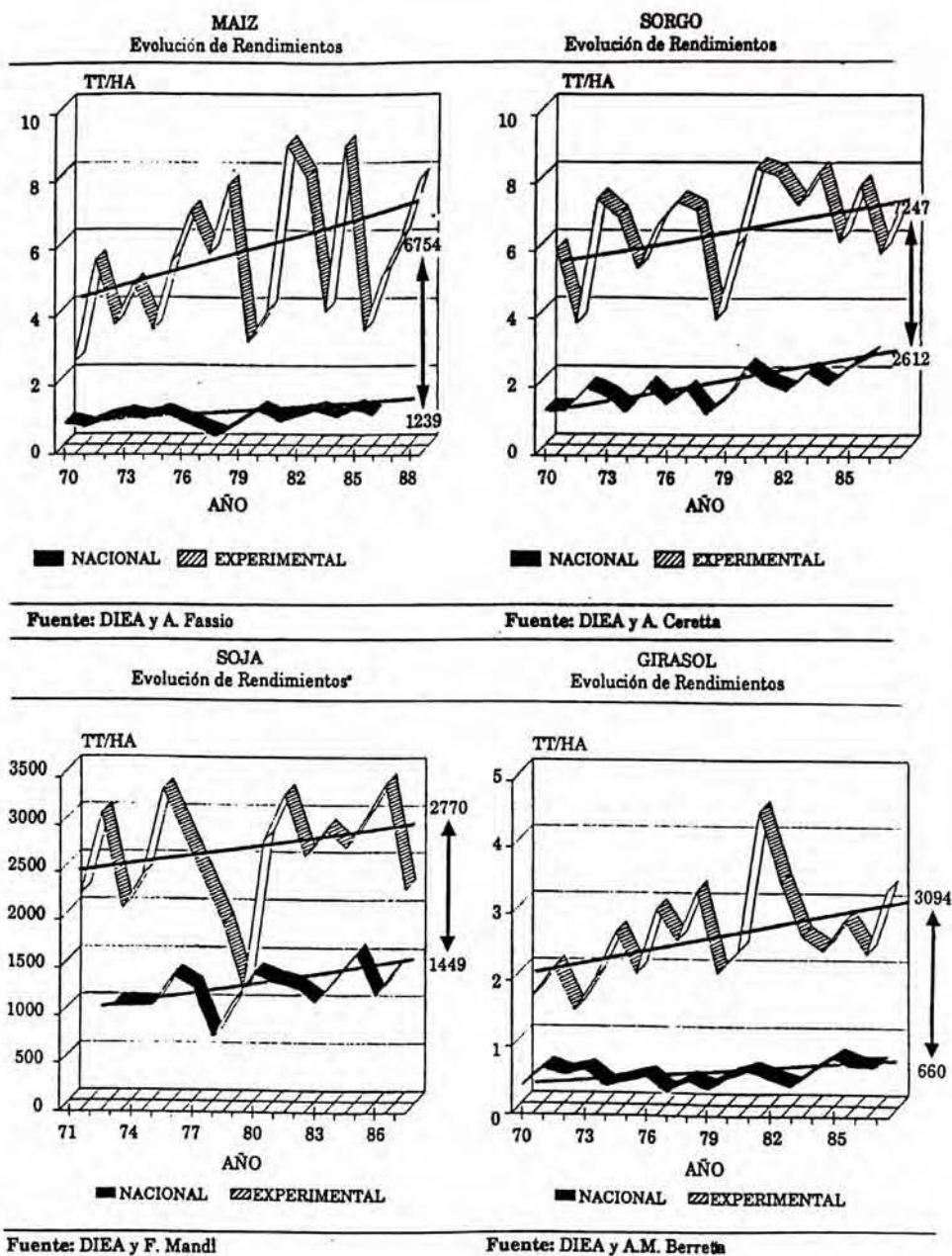


Figura 7. Rendimiento promedio nacional y potencial (experimentales) para 4 cultivos en Uruguay durante el período 1970 a 1988. (Fuente: Díaz, 1989).

BIBLIOGRAFIA

- ALONI R. Y GRIFFITH, M.** 1991. Functional xylem anatomy in root-shoot junction of six species. *Planta* 184: 123-129.
- DIAZ-ROSSELLO R.** 1989. Cambio técnico en la agricultura de granos. *SUMA* 4 (7) 53-80.
- LAUER M.J. Y BOYER J.S.** 1992. Internal CO₂ measured directly in leaves. Absciscic acid and low leaf water potential cause opposing effects. *Plant Physiology* 98 (4): 1214-1219.
- LOOMIS, R.S. Y WORKER G.F.** 1963. Responses of the sugar beet to low moisture at two levels of nitrogen nutrition. *Agron. J.* 55:509-15.
- MILBURN J.A.** 1979. Water flow in plants. London. New York, Longman. 225 pp
- MILLER E.C.** 1916. Comparative study of root systems of agricultural plants. *Agron J.* 8:129-54
- NANOMI H., BOYER J.S.** 1989. Turgor and growth at low water potential. *Plant Physiol.* 89 (3):798-804.
- OSMOND C.B., AUSTIN M.P., BERRY, J.A., BILLINGS, W.D., BOYER, J.S., DACEY, J.W.H., NOBEL, P.S., SMITH, S.D. and WINNER, W.E.** 1987. Stress physiology and the distribution of plants. *BioScience*. 37(1):38-48.

BIBLIOGRAFIA RECOMENDADA

- BARBER J., BAKER N.R.** 1985. Photosynthetic mechanisms and the environment. Elsevier Science Publishers B.V.
- GARDNER F.P.** 1985. Physiology of crop plants. The Iowa State University Press.
- JOHNSON C.B.** 1981. Physiological Processes Limiting Plant Productivity. Butterworths, London.
- LUTTGE U.** 1979. Transport in plants. Springer-Verlag. New York Inc.
- MITCHELL R.L.** 1970. Crop Growth and Culture. The Iowa State University Press.
- TAIZ L., ZEIGEL E.** 1991. Plant Physiology. Redwood City. Calif., Benjamin/Cummings Pub. Co.