

TEMA 3. RELACIONES HÍDRICAS. EL AGUA Y LAS CÉLULAS VEGETALES

Al igual que para cualquier organismo, el agua es esencial para el desarrollo y supervivencia de las plantas. El agua constituye el 85-90% del peso de la planta, aunque partes como la madera (35-75%) y las semillas (5-15%) tengan un contenido hídrico muy inferior. La cantidad de agua requerida para reacciones metabólicas es mínima (la fotosíntesis requiere alrededor del 0.01% del agua total de la planta, pero por cada gramo de materia orgánica fabricada, una planta absorbe 500 gramos de agua, la mayor parte de ella utilizada en forma líquida como disolvente, para permitir el transporte de nutrientes y metabolitos en toda la planta y en vacuolas para mantener la turgencia en las células y los órganos vegetales, esencial para procesos como el crecimiento celular, intercambio de gases en las hojas, transporte o el mantenimiento de la rigidez y de los tejidos no lignificados.

Lógicamente, todos los procesos de transporte y distribución de nutrientes y metabolitos, al igual que en los animales, dependen de los movimientos del agua por el organismo. En condiciones ideales, una planta puede intercambiar el 100% de su contenido de agua en 1 hora. Sin embargo, a diferencia de los animales (siendo el corazón de los vertebrados la más sofisticada), las plantas no disponen de bombas de agua que garanticen un flujo continuo y constante. Este flujo depende de la cantidad de agua absorbida por las raíces y la pérdida a la atmósfera por las hojas, de forma que disminuciones pequeñas en el flujo (por pérdida excesiva o por absorción insuficiente), conducen a déficit hídrico y alteraciones graves en el funcionamiento de la planta.

Estructura y propiedades físico-químicas del agua

Los movimientos del agua en las plantas y su capacidad como disolvente dependen principalmente de la naturaleza polar de su molécula. La separación parcial de las cargas, siendo electronegativo el extremo del oxígeno y electropositivo el de los hidrógenos, permite la generación de una atracción electrostática débil entre las moléculas, conocida como puente de hidrógeno, que tienden a mantenerlas unidas (cohesión).

Los enlaces de puente de hidrógeno dan a la molécula de agua importantes propiedades:

- Aumento de la temperatura de fusión y ebullición, manteniendo al agua en forma líquida en el rango de temperaturas en que se desarrolla la vida.
- Elevado calor específico (energía necesaria para elevar la temperatura del agua un grado centígrado = 1 caloría), que proporciona a la planta (y animales) un sistema regulador de temperatura.
- Alto calor de vaporización (energía necesaria para la evaporación del agua). La planta utiliza la evaporación del agua para enfriar las hojas (de forma análoga al sudor), llegando a disipar la mitad de la energía solar que recibe a través de la transpiración.
- Alta fuerza de tensión, debida a la fuerza de cohesión de las moléculas de agua. Esta característica permite la continuidad de una columna de agua, vital para el transporte de agua de la raíz a las hojas.
- Capacidad de disolución e hidratación. El agua también es atraída por otras moléculas polares alrededor de las cuales, gracias a la cohesión del agua, se generan capas de hidratación, que disuelven a iones y moléculas o macromoléculas polares o mojan superficies sólidas.

Movimientos del agua: Difusión, flujo de masas y ósmosis

Entre el suelo y la atmósfera, el agua debe moverse a través de distintos medios (paredes celulares, membranas, citoplasma o espacios aéreos) y los mecanismos del movimiento también son distintos.

- **Difusión** (movimiento debido a la agitación térmica de las moléculas). En ausencia de otras fuerzas, este movimiento se da por diferencial de concentración, hacia las regiones de menos concentración. Se rige por la ley de Fick:

$$J_s = -D_s (\Delta C_s / \Delta x)$$

$$J_s = \text{Flujo (mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}\text{)}$$

-Ds = Coeficiente de Difusión (negativo por ir de mayor a menor concentración), que depende del tamaño de la molécula y del medio de difusión.

ΔC_s = Diferencial de concentración

Δx = Distancia

La difusión es rápida en distancias cortas pero lenta a largas distancias, por lo que no tiene significación fisiológica más que a nivel subcelular.

- **Flujo de masas** o movimiento de grupos de moléculas por diferencial de presión hidrostática (el de la manguera al abrir el grifo, el del río o la lluvia). El volumen del flujo depende no sólo del gradiente de presión, sino también del radio que atraviesa (considerando un tubo) o de la viscosidad. Viene descrito por la ecuación de Poiseuille:

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

r = radio del tubo

η = viscosidad del fluido

$(\delta \Psi_p / \delta x)$ = gradiente de presión

Este es el movimiento predominante en el xilema, durante el transporte de agua desde la raíz al resto de tejidos de la planta a través del xilema, también a través del suelo o de las paredes celulares.

- **Ósmosis** Movimiento de agua por gradiente de potencial químico a través de una membrana selectiva.

Las membranas celulares permiten el paso del agua y de pequeñas moléculas sin carga con facilidad, pero no el paso de moléculas grandes o cargadas eléctricamente.

Potencial hídrico

El potencial químico (μ) del agua es una expresión cuantitativa de su energía libre (de Gibbs) asociada. En términos termodinámicos da una idea de la capacidad de trabajo (movimiento de un punto a otro). Sus unidades de medida son energía por mol de sustancia (J mol^{-1}), pero históricamente, en términos de fisiología vegetal, se definió el potencial hídrico, como potencial químico del agua dividido por el volumen molal parcial ($18 \times 10^{-6} \text{ m}^3 \text{ mol}^{-1}$). Así, el potencial hídrico es una medida de la energía libre del agua por unidad de volumen (J m^{-3}), es decir, unidades equivalentes a unidades de presión, como pascales (Pa) por lo que comúnmente se utiliza esta unidad para medir el potencial hídrico.

El agua circula entre dos puntos con distinto potencial hídrico, siempre de mayor a menor. Dicho potencial hídrico (Ψ) es la resultante de una serie de fuerzas que ligan el agua al suelo o a los tejidos (agua “ligada”), en contraste con la situación ideal del agua pura y sin ninguna fuerza que la ligue (agua “libre”), salvo la presión ambiental. Como se adopta el valor 0 para este potencial de referencia del agua pura “libre”, los valores de potencial hídrico son siempre negativos.

Las fuerzas que actúan sobre el agua permiten descomponer el potencial hídrico en una serie de componentes:

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

Ψ_p Presión hidrostática. Representa la presión que la pared celular ejerce sobre el agua en respuesta a la presión de turgencia que la vacuola ejerce sobre la pared al llenarse de agua. También se conoce como potencial de presión celular (opuesto al de turgencia). Al tomarse como referencia la atmosférica, Ψ_p es positivo siempre que la vacuola ejerza presión sobre las paredes celulares (turgencia) y 0 cuando esta cesa (plasmolisis). A veces se han medido Ψ_p como efecto ventosa sobre las paredes al contraerse la vacuola.

Ψ_s (Ψ_o) Potencial osmótico o de solutos. Representa el efecto de los solutos sobre el potencial hídrico. Al “diluir” la concentración de agua, los solutos disminuyen su energía libre, por lo que Ψ_s siempre es negativo o 0 en el agua pura. Para evitar el uso de valores negativos, a veces se utiliza el término presión osmótica ($\Pi = -\Psi_s$). Para soluciones ideales, se puede calcular por la ecuación de Van't Hoff

$$\Psi_s = -R T i c_s,$$

R es la constante universal de los gases ($R = 8.314 \text{ J K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$)

T es la temperatura absoluta (K)

i es el coeficiente de disociación de los solutos iónicos (número de compuestos iónicos distintos que se forman) y es 1 para los solutos no iónicos

c_s es la concentración molal de la solución (mol soluto kg^{-1} disolvente)

Ψ_m Potencial matricial. Representa las fuerzas que retienen al agua por capilaridad, adsorción e hidratación, principalmente en la pared celular (microcapilares creados por las fibras de celulosa) y el citoplasma (por macromoléculas y coloides). Puesto que la matriz celular constituye normalmente una fracción pequeña del volumen, se estima despreciable salvo para referirnos a movimientos del agua en el nivel de la pared celular. No se puede ignorar para determinados casos, como las plantas xerófitas en que la matriz es considerable. También es un componente fundamental del movimiento del agua en la transición suelo-raíz.

Ψ_g Potencial gravitatorio. Representa el efecto de la gravedad sobre el potencial hídrico. Depende de la altura y la densidad.

$$\Psi_g = \rho_a g h$$

ρ_a es la densidad de la solución acuosa

g es la aceleración debida a la fuerza de la gravedad

h es la altura.

Así, se considera que Ψ_g aumenta alrededor de 0.01 MPa por metro de altura, un valor despreciable a nivel celular, si se compara con los de presión y osmótico de una planta en turgencia. Si es importante cuando el agua se desplaza verticalmente, especialmente en los árboles.

Existen una serie de instrumentos desarrollados para medir el potencial hídrico y sus componentes: el psicrómetro de termopares mide Ψ y se basa en que la presión de vapor del agua generada por una muestra en una cámara cerrada será equivalente al potencial hídrico el potencial hídrico; la cámara de presión se utiliza sobre todo en campo, mide Ψ y se basa en equilibrar la presión externa y la presión de la columna de agua del xilema; el osmómetro crioscópico mide Ψ_s y se basa en que la temperatura de congelación disminuye al aumentar la concentración de solutos; la sonda de presión mide Ψ_p mediante un sensor de presión en células individuales.

Movimientos de agua por diferencial de potencial hídrico. Estado hídrico de la planta

El transporte de agua se realiza siempre a favor de potencial hídrico (de alto Ψ a bajo Ψ hasta equilibrar el potencial hídrico del medio). La velocidad del transporte del agua dependerá del diferencial de potencial hídrico $\Delta\Psi$.

Movimiento de agua en el suelo

Puesto que, a excepción de suelos salinos, el suelo contiene poca cantidad de solutos y la presión hidrostática varía poco en las capas superficiales, el potencial hídrico del suelo dependerá fundamentalmente de del tamaño y naturaleza (especialmente carga eléctrica) de las partículas que constituyan su matriz, así, en el suelo $\Psi = \Psi_M$. La capacidad de retención de agua por un suelo (capacidad de campo) determina que, cuando el suelo está totalmente mojado, su potencial hídrico es 0. A medida que se seca desciende el potencial de matriz y aumentará la capacidad de retención de agua. Los movimientos de agua en el suelo son del tipo de flujo de masas.

Movimiento de agua en la planta

En el interior de la planta, el potencial hídrico es elevado en las raíces y disminuye progresivamente en el tallo, fundamentalmente por una disminución en el potencial de presión hidrostática generado por la evaporación del agua en las hojas. De esta forma, el agua puede ascender de forma pasiva por el xilema.

Movimientos de agua en las células. Acuaporinas

En células adultas, la vacuola llega a ocupar entre el 80-90% del volumen celular. Así, a nivel celular, el potencial hídrico viene definido fundamentalmente por el componente osmótico y el de presión, y se puede definir como:

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_s$$

En estado de plasmolisis incipiente $\Psi_p = 0$ y $\Psi = \Psi_s$. Un pequeño aumento en la cantidad de soluto en la vacuola (y por tanto en Ψ_s), o disminución de solutos en el medio provoca la entrada masiva de agua y supone un importante aumento del volumen celular y del potencial de presión, hasta que, en plena turgencia ambos componentes se contrarrestan y $\Psi = 0$. Para la supervivencia de la planta y la expansión celular, es necesario que sus células se encuentren en estado de turgencia. El estrés hídrico conduce a la plasmolisis y al marchitamiento. No obstante, como se verá más adelante, para prevenir la pérdida excesiva de agua por transpiración, las plantas deben cerrar sus estomas, para lo cual deben mantener en plasmolisis a las células oclusivas. Los movimientos de ciertos órganos, como las hojas, dependen también de transiciones plasmolisis-turgencia.

La dirección del flujo dependerá exclusivamente del diferencial de potencial hídrico, pero, al no ser la membrana celular una membrana semipermeable ideal, la velocidad del flujo dependerá también de la conductividad hidráulica de la membrana. En este sentido, estudios de los últimos años han demostrado que el movimiento osmótico de agua a través de la bicapa lipídica no es suficiente para explicar la cantidad de flujo que atraviesa la membrana. El descubrimiento de canales de agua en las membranas celulares vegetales ha revolucionado la visión de las relaciones hídricas de las plantas.

Las acuaporinas están formadas por proteínas integrales de membrana y su apertura en la membrana plasmática y/o en el tonoplasto (mediada por quinasas dependientes de Ca^{2+}) regula no la dirección del transporte de agua, que siempre será a favor de potencial hídrico, pero sí la intensidad del flujo. Así, el estado hídrico de plasmolisis o turgencia se consigue por movimientos de flujo de masas a través de acuaporinas, más que de ósmosis o difusión.