

## TEMA 5. EL BALANCE HÍDRICO: TRANSPIRACIÓN Y CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA

La presión hidráulica negativa necesaria para empujar el agua desde el suelo a las hojas, a través del xilema, es consecuencia del proceso de evaporación continua a nivel de la superficie foliar, en un proceso conocido como transpiración. Una vez en las hojas, la presión de vapor en la atmósfera es mucho menor que en los espacios aéreos del mesófilo, por lo que el agua difunde en forma de gas hasta perderse a la atmósfera.

### Transpiración cuticular y estomática

La pérdida de agua hacia la atmósfera puede darse a través de la cutícula o a través de poros formados por estructuras especializados llamadas “estomas”, que se encuentran en la superficie de las hojas.

La cutícula compuesta de compuestos muy apolares, cutina y ceras, produce una fuerte resistencia a la pérdida constante de agua, de forma aproximadamente sólo el 5% de agua que se pierde lo hace a través de ella (depende del gradiente de  $\Psi_p$  y de las características hidrofóbicas de la cutícula), por tanto sólo es significativa cuando la transpiración estomática es muy reducida. Pero esta transpiración no es regulable a corto plazo, por lo que, en casos extremos puede llegar a suponer una pérdida importante de agua para la planta.

El volumen de transpiración más importante ocurre a través de los estomas, una estructura formada por dos células oclusivas, con forma de riñón o, en gramíneas y ciperáceas, de pesas de gimnasio, dependiendo de la distribución de microfibrillas en sus paredes. Ambas definen un poro, denominado ostiolo que conecta la atmósfera con la cavidad subestomática en contacto con el mesófilo.

El tamaño del poro estomático viene determinado por la cantidad de agua que contienen las células oclusivas. Las células oclusivas pueden tomar rápidamente agua aumentando su turgencia y abriendo el ostiolo, o alternativamente, perderla, plasmolizándose y cerrando el poro.

El mecanismo de apertura estomática se basa en una disminución del  $\Psi_o$  de las células oclusivas. El bombeo de  $H^+$  al apoplasto por una  $H^+$ -ATPasa, que provoca una disminución del pH externo y un aumento del celular, aumentando por tanto el gradiente electroquímico y favoreciendo la entrada masiva de  $K^+$  y, consecuentemente, la disminución del potencial osmótico y entrada de agua.

Los iones  $OH^-$  que quedan en el interior celular como consecuencia del bombeo de  $H^+$  no sirven como contraión para el  $K^+$ . A medida que el estoma se abre también aumenta la absorción de  $Cl^-$ , no se sabe exactamente si mediante un intercambio con  $OH^-$  o como cotransporte con  $H^+$ , aunque el contraion más importante para el  $K^+$  es el malato. El aumento del pH intracelular activa la PEP-carboxilasa, enzima que fija  $CO_2$  atmosférico sobre oxalacético (procedente de las reservas de almidón), que se reducirá a ácido málico y este se ionizará a malato y  $H^+$  de forma que de la actividad PEP carboxilasa dependen la fuente de  $H^+$  para ser bombeados y el mantenimiento de la carga eléctrica en las células oclusivas. Sólo en algunas especies que carecen de almidón en sus células oclusivas (como *Allium*), el  $Cl^-$  actúa como contraión principal.

La detención de la bomba de  $H^+$  restaura el pH y cesa la síntesis de malato. Los iones  $K^+$  y  $Cl^-$  saldrán de forma pasiva por sus respectivos canales, aumentará el  $\Psi_o$  y saldrá el agua de las células oclusivas, produciendo su plasmolisis y el cierre estomático.

El ATP necesario para el bombeo de  $H^+$  puede proceder de la fotofosforilación de los cloroplastos de las células oclusivas, que funciona a intensidades de luz elevadas, de la respiración mitocondrial, que puede actuar en oscuridad e incluso se ha propuesto la existencia de un fotosistema accionado por luz azul, que actuaría a intensidades bajas, como el amanecer.

### Balance $H_2O - CO_2$ y control de la conductancia estomática

Una planta puede llegar a necesitar 500 litros de agua procedente del suelo para poder producir 1 Kg de materia seca, lo cual da una idea de la facilidad con que la pérdida de agua excesiva por transpiración origina déficit hídrico con consecuencias negativas para el desarrollo, por lo que resulta de enorme importancia para la planta la regulación del proceso transpiratorio.

Sin embargo, las plantas se encuentran con el compromiso de obtener CO<sub>2</sub> para mantener la fotosíntesis, a través de los “estomas” se lleva a cabo el intercambio más importante de H<sub>2</sub>O y CO<sub>2</sub>, jugando la apertura estomática un papel crucial no sólo en la transpiración sino también en la fotosíntesis foliar.

Según Raschke (1976), “los estomas son los encargados de proveer la comida y de evitar la sed”, por tanto el equilibrio entre la pérdida de agua y la obtención de CO<sub>2</sub> es de vital importancia para las plantas.

Debido a ello, los estomas están fuertemente controlados por factores ambientales.

Según Ball y Berry (1988), existe una ecuación que agrupa los factores que determinan la conductancia o apertura estomática:

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

g = conductancia estomática (apertura)

A = Fotosíntesis neta

HR = Humedad relativa del aire

C<sub>i</sub> = Concentración de CO<sub>2</sub> intercelular

Los parámetros “m” y “b” son constantes específicas para cada especie.

La concentración de CO<sub>2</sub> intercelular (C<sub>i</sub>) es un fuerte regulador de la apertura estomática. A bajas concentraciones de C<sub>i</sub> los estomas se abren independientemente de los demás factores ambientales, excepto en situaciones de fuerte estrés hídrico.

La luz también tiene un efecto positivo sobre la apertura estomática. Su efecto es doble, al disminuir la concentración de C<sub>i</sub> debido a la fotosíntesis, a la vez que la luz azul (Tema 15) activa la H<sup>+</sup>-ATPasa e induce la apertura de forma independiente a la concentración de C<sub>i</sub>.

El aire seco provoca el cierre estomático

Otro factor importante en el control de la conductancia estomática es el ácido abscísico (ABA). La hormona ABA induce un cierre inmediato de los estomas debido a la inhibición de las bombas de protones dependientes de ATP, un aumento del pH citosólico y a un cambio en las concentraciones de Ca<sup>+</sup> citosólico. Esta hormona se utiliza como señal de falta de agua desde la raíz (Tema 21).

## **Eficiencia en el uso de agua**

La eficiencia en el uso de agua (WUE) es una medida de la efectividad de los estomas en maximizar la fotosíntesis reduciendo la pérdida de agua por transpiración.

$$WUE = A / T$$

A = Fotosíntesis neta (μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)

T = Transpiración (mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)

En general, en plantas “típicas”, en que el primer compuesto estable de la fijación de CO<sub>2</sub> es de 3 carbonos (plantas C<sub>3</sub>), los estomas permanecen abiertos durante un día luminoso (en días nublados el grado de apertura es menor), en que se precisa el CO<sub>2</sub> para su fijación fotosintética, y se cierran al anochecer, cuando cesa la fotosíntesis. Por tanto, la apertura coincide con las horas centrales del día, en que la pérdida de agua por transpiración también se incrementa. Se estima que en las plantas C<sub>3</sub>, se pierden unas 500 moléculas de agua por molécula de CO<sub>2</sub> fijada fotosintéticamente, debido a la mayor velocidad de difusión del H<sub>2</sub>O, a la menor concentración de CO<sub>2</sub> en el aire y a que este debe cruzar la membrana plasmática, el citoplasma y las membranas del cloroplasto, antes de ser fijado.

Algunas plantas se han adaptado para vivir en estaciones o lugares particularmente secos. Estas fijan el  $\text{CO}_2$  y lo acumulan en compuestos de 4 C durante la noche, plantas  $\text{C}_4$ . Durante el día, este C acumulado es transformado fotosintéticamente en hidratos de carbono. En ellas, los estomas permanecen cerrados en las horas centrales del día, minimizando las pérdidas de agua.

### **Otras funciones de la transpiración**

La transpiración no sólo disminuye el  $\Psi_p$  de las células de las hojas favoreciendo el transporte de agua desde la raíz, sino que, además, es un método efectivo de refrigeración para la hoja. La transpiración sirve también de sistema de ventilación para plantas acuáticas con falta de  $\text{O}_2$

### **El continuo suelo-planta-atmósfera**

El concepto de continuo suelo-planta-atmósfera trata todos los aspectos tratados de las relaciones hídricas, considerando de forma global todas las fuerzas motrices de la columna de agua desde el suelo hasta la superficie foliar.

En el suelo el agua se mueve en respuesta al potencial matricial. En el xilema por diferencia de presión hidráulica, en las hojas por difusión de la fase vapor, y de forma intracelular, por flujo osmótico regulado por acuaporinas. Visto en conjunto, el potencial hídrico disminuye continuamente desde el suelo hasta las hojas (aunque algunos de sus componentes puedan aumentar, otros disminuirán en mayor medida).