



Parte III. Tema 12:

El Agua en las Plantas. Nutrición y Transporte de Elementos Minerales. Nutrición Mineral.

Aviso: Esta página se ve mejor con Internet Explorer 4.0 o superior

[Anterior](#)

Número de visitantes a esta página desde septiembre de 2003

310470



- [Principal](#)
- [Noticias](#)
- [Asignatura](#)
- [Investigación](#)
- [Forum](#)
- [Mapa Web](#)

- [El agua](#)
- [Potencial hídrico.](#)
- [El potencial hídrico y el movimiento del agua.](#)
- [El agua en las células.](#)
- [El agua en la atmósfera.](#)
- [El agua en el suelo.](#)
- [La absorción del agua.](#)
 - [Trayectoria del agua en la raíz.](#)
 - [El papel de la endodermis.](#)
 - [La presión radical.](#)
- [La transpiración.](#)
 - [Definición.](#)
 - [El ascenso del agua en la planta.](#)
 - [El mecanismo de la cohesión-tensión-adhesión.](#)
 - [Embolismo y cavitación.](#)
 - [Mecanismo de la transpiración.](#)
 - [El mecanismo del movimiento estomático.](#)
 - [Consecuencias de la transpiración.](#)
- [Nutrición mineral.](#)
 - [Los nutrientes en el suelo.](#)
 - [Absorción de nutrientes inorgánicos por la raíz.](#)
 - [Absorción activa de solutos.](#)
 - [La absorción radical depende de varios factores.](#)
 - [Transporte de nutrientes inorgánicos.](#)
 - [Suministro de nutrientes y crecimiento.](#)

■ El Agua.

- La vida está íntimamente asociada al agua, muy especialmente en su estado líquido para los seres vivos es consecuencia de sus propiedades físicas y químicas exclusivas (1b, 1c y 1d)



Figuras 12.1 Propiedades de la molécula de agua.

- La **disposición espacial** de los tres átomos que constituyen su molécula, y la polaridad de sus cargas eléctricas, facilitan mucho la disolución en agua de muchas sustancias.
 - Es un medio excepcional de reacción en el que las moléculas de otras sustancias pueden moverse, chocar entre sí y reaccionar químicamente.
- Su **alto calor específico** (energía calorífica requerida para elevar la temperatura de una sustancia en un valor determinado).
 - Le confiere una considerable estabilidad térmica, propiedad que trae consigo la formación de complejos de los que forma parte, tales como células y órganos de los organismos, contribuyendo a su regulación térmica.
- Su **elevado calor latente de vaporización** (energía necesaria para separar una fase líquida y moverlas hacia una fase gaseosa, a temperatura constante).
 - Buena parte de la energía recibida por un sistema que contenga agua durante la evaporación, y no se traduce en un aumento de la temperatura.
 - Para el agua a 25°C, este valor es el más alto conocido (10.5 kJ mol⁻¹).
- **Elevada cohesión y tensión superficial.**
 - La gran **cohesión** existente entre las moléculas de agua es debida a los puentes de hidrógeno. La interacción entre las moléculas de agua y las superficies celulares, por ejemplo) se denomina **adhesión**.

- Se ponen de manifiesto en los fenómenos de capilaridad e interacciones sólidas.
- El agua es un disolvente para muchas sustancias tales como sales inorgánicas, azúcares orgánicos y constituye un medio en el cual tienen lugar todas las reacciones bioquímicas. En su forma líquida, permite la difusión y el flujo masivo de solutos y, por esta razón, el transporte y distribución de nutrientes y metabolitos en toda la planta. También es el medio de las vacuolas de las células vegetales, ya que ejerce presión sobre el protoplasma manteniendo así la turgencia en hojas, raíces y otros órganos de la planta.
- El agua, que es el componente mayoritario en la planta (80-90% del peso fresco y más del 50% de las partes leñosas) afecta, directa o indirectamente, a la mayoría de los procesos fisiológicos.
- Una planta necesita mucha más agua que un animal de peso comparable. En un animal el agua se retiene en su cuerpo y continuamente se recicla. En cambio, más del 90% del agua que entra por el sistema de raíces se desprende al aire en forma de vapor de agua. Es esta forma de vapor recibe el nombre de **transpiración**.
 - La transpiración es una consecuencia necesaria al estar los estomas abiertos para captar el dióxido de carbono necesario para la fotosíntesis, aunque el precio energético es alto.
 - Por ejemplo, una sola planta de maíz necesita entre 160-200 litros de agua desde la semilla hasta que se cosecha, y 1 ha de terreno sembrada necesita casi 5 millones de litros de agua por estación. El ecólogo inglés **H. L. Hunt** comparó a una planta terrestre como “ una mecha que conecta el agua del suelo con el cielo”.

■ Potencial hídrico.

- La cantidad de agua presente en un sistema (planta) es una medida útil del estado hídrico pero no permite determinar el sentido de los intercambios entre las distintas partes del sistema entre el suelo y la planta.
- El agua en estado líquido es un fluido, cuyas moléculas se hallan en constante movimiento. La movilidad de estas moléculas dependerá de su energía libre, es decir de la fracción de energía que puede transformarse en trabajo. La magnitud más empleada para expresar y medir la energía libre es el **potencial hídrico (Ψ)**. El Ψ se mide en atmósferas, bares, pascales, megapascuales, siendo $0,987 \text{ atm} = 1 \text{ bar} = 0,1 \text{ Mpa}$. A una masa de agua pura, libre de otros cuerpos, y a presión normal, le corresponde un **Ψ igual a 0**.
- El Ψ está fundamentalmente determinado por la presión y por la actividad del agua. También depende, a su vez, del **efecto osmótico**, **presencia de solutos**, y del **efecto matricial** de las matrices sólidas o coloidales.
 - El Ψ se puede expresar en función de sus componentes:

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_o + \Psi_m$$

El Ψ_p , **potencial de presión**, es nulo a presión atmosférica, positivo para presiones superiores a la atmosférica, y negativo en condiciones de tensión o vacío.

El Ψ_o , **potencial osmótico**, representa la disminución de la capacidad de retención de agua debido a la presencia de solutos. A medida que la concentración de soluto (o el número de partículas de soluto por unidad de volumen de la disolución) aumenta, el Ψ_o se vuelve más negativo. Sin la presencia de otros factores que alteren el potencial hídrico, el agua de las disoluciones se moverán desde lugares con poca concentración de soluto hacia lugares con mayor concentración de soluto. El Ψ_o se considera 0 para el agua pura.

El Ψ_m , **potencial matricial**, representa el grado de retención del agua, del agua que está retenida por las interacciones con matrices sólidas o coloidales, puede valer cero, si no hay otros factores que alteren el potencial hídrico.

- Es necesario tener presente la influencia de la temperatura, que se ha omitido por

constante, pero que por supuesto afecta al Ψ . Un aumento de temperatura tiene un efecto sobre el Ψ , y una reducción de la temperatura tiende a disminuirlo.

- El Ψ en los seres vivos es siempre **negativo o 0**.
- Es necesario tener presente la influencia de la temperatura, que se ha omitido por constante, pero que por supuesto afecta al Ψ . Un aumento de temperatura tiene un efecto sobre el Ψ , y una reducción de la temperatura tiende a disminuirlo.
- El Ψ en los seres vivos es siempre **negativo o 0**.

■ El potencial hídrico y el movimiento del agua.

- El concepto de potencial hídrico es de gran utilidad puesto que permite predecir cómo se mueve el agua bajo diversas condiciones.
- El agua se mueve de forma espontánea desde una zona de potencial hídrico mayor a una zona de potencial hídrico menor, independientemente de la causa que provoque esta diferencia (Fuerza motriz). Un ejemplo sencillo es el agua que baja por una pendiente en respuesta a la gravedad. La zona superior de la pendiente tiene más energía potencial que debajo de la pendiente. La presión osmótica también afecta al potencial hídrico. Si llenamos un cuentagotas con agua y apretamos el gotero, el agua se dispersa en gotas. En las soluciones, el potencial hídrico está afectado por la concentración de las partículas (solutos). Si aumenta la concentración de soluto, el potencial hídrico disminuye. Si disminuye la concentración de soluto, el potencial hídrico aumenta.



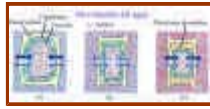
Figura 2.2 Los tres factores que normalmente determinan el potencial hídrico son (a) la presión, (b) la gravedad y (c) la concentración de solutos en una disolución. El agua se mueve desde la región con mayor potencial hídrico a la región con menor potencial hídrico, sea cual sea la causa de la diferencia de potencial. (Modificada de [Curtis, H., and Barnes, N., 1997. "In" ed. Ed. Panamericana.](#))

- Cuando dos masas de agua tienen diferente potencial hídrico, habrá una tendencia a desplazarse **espontáneamente** desde el lugar con **mayor potencial hacia el lugar de menor potencial**. Si en el camino no hay barreras este desplazamiento se realizará sin gasto de energía.
 - Es decir, los movimientos o flujos de agua, se producirán de manera espontánea a lo largo de un gradiente de potencial hídrico, desde los lugares de mayor Ψ a los lugares de menor Ψ .
 - El flujo de agua será directamente proporcional a la diferencia de potencial hídrico. El flujo dependerá de las resistencias que encuentre en su recorrido, ante varios caminos el flujo se dirigirá mayoritariamente a través de las zonas de **menor resistencia** (Figura 12.1).

■ El agua en las células.

- En la célula vegetal el agua está presente en la pared celular y en el protoplasto (protoplasto + vacuola).
- Los flujos de entrada y salida de agua del protoplasto dependerán de la relación que existe entre el Ψ del medio externo (Figura 12.3):
 - Si $\Psi_{\text{interno}} = \Psi_{\text{externo}}$: equilibrio dinámico; no hay flujo neto.
 - Si $\Psi_{\text{interno}} > \Psi_{\text{externo}}$: habrá una salida neta de agua del protoplasto, pudiéndose alcanzar el estado de **plasmólisis**.
 - Si $\Psi_{\text{interno}} < \Psi_{\text{externo}}$: hay una entrada neta de agua y, en consecuencia, se alcanza el estado de **turgencia**.

Figura 12.3 (a) Célula vegetal turgente. La vacuola central es hipotónica que le rodea y, por lo tanto, entra agua ($\Psi_{\text{interno}} < \Psi_{\text{externo}}$)



célula depende del trabajo que hace la pared contrarrestando la ten ensanchamiento. (b) Una célula vegetal empieza a marchitarse cua disolución isotónica y el agua ya no presiona para entrar en la vacu Ψ_{externo}). (c) La célula en una disolución hipertónica pierde agua h por lo tanto, se colapsa, separándose la membrana plasmática de la $> \Psi_{\text{externo}}$). En ese momento se dice que ocurre la plasmólisis. (M and Barnes, N., 1997. "Invitación a la Biología". 5ª ed. Ed. Paname

- En la **Figura 12.4** podemos ver una tabla de potenciales hídricos de varios tejidos condiciones.

Figura 12.4 Diferentes Ψ de varios tejidos.

El agua en la atmósfera.

- El $\Psi_{\text{atmósfera}}$ está relacionado con la **Humedad Relativa** del aire.
 - El Ψ_p es 0.0 ya que la P es la atmosférica.
 - Solamente valores de HR muy cercanos al 100% condicionan el Ψ .
- La **Humedad Relativa (HR)** nos mide la relación entre la cantidad de vapor de agu una masa de aire y la cantidad máxima de vapor que esa masa podría admitir a ur determinada (V_0).

$$HR = (V / V_0) \times 100$$

- Representa la proporción en que la capacidad de una masa de aire de contener v: ocupada efectivamente por vapor de agua.

El agua en el suelo.

- El suelo es un sistema poroso formado de infinidad de partículas sólidas de diferer composición química.
- Los espacios que dejan estas partículas están ocupados en parte por aire y en pai
- En el Ψ_{suelo} el componente que más influye es el Ψ_m debido a las fuerzas de ad en las superficies de contacto entre las partículas del suelo y el agua capilar.
- Agua gravitacional:** agua que se infiltra por gravedad a las capas profundas.
- Agua capilar:** agua que permanece retenida por las partículas del suelo. Es la que disponible para ser absorbida por las raíces, aunque también puede evaporarse (v
 - Cuando un suelo saturado de agua ha perdido su fracción de agua gravitac **toda el agua capilar se dice que se encuentra en *Capacidad de Campo*.**
- Punto de Marchitamiento Permanente (PMP):** Cantidad de agua capilar que ya i absorbida por las raíces.
 - Aparecen signos de marchitamiento que no remiten al añadir agua al suelo
 - Para la mayoría de las plantas este PMP tiene un Ψ_{suelo} de -1.6 MPa

La absorción de agua.

- La absorción de agua consiste en su desplazamiento desde el suelo hasta la raíz, del flujo hídrico en sistema continuo **suelo-planta-atmósfera**.
- En una planta en crecimiento activo, existe una fase de agua líquida que se extien de la raíz a las paredes celulares del parénquima foliar.
- Se acepta, que el movimiento del agua desde el suelo al aire, a través de toda la p explicar sobre la base de la existencia de *gradientes de potencial hídrico* a lo larg producirá de modo espontáneo si Ψ en la raíz es menor que Ψ suelo.
- La atmósfera de los espacios intercelulares del parénquima lagunar del mesófilo fc

vapor de agua, mientras que el aire exterior rara vez lo está, por lo que el vapor de agua escapa desde el interior de la hoja al exterior siguiendo un gradiente de potencial hídrico. Este fenómeno denominado **transpiración**, es la fuerza motriz más importante para el movimiento del agua en la planta.

■ Trayectoria del agua en la raíz.

- El sistema radical sirve para sujetar la planta al suelo y, sobre todo, para absorber las cantidades de agua que la planta requiere.
- El agua entra en la mayoría de las plantas por las raíces, especialmente por los pelos radiculares, que son situados unos milímetros por encima de la caliptra. Estos pelos, largos y de elevada relación superficie/volumen y, pueden introducirse a través de los espacios muy pequeño diámetro. Los pelos absorbentes incrementan de esta manera el contacto entre la raíz y el suelo (**Figura 12.5** y **animación 12.3**).



Figura 12.5 Absorción del agua por los pelos radicales.

- Desde los pelos radiculares, el agua se mueve a través de la *corteza*, la *endodermis* (la capa interna de la corteza) y el *periciclo*, hasta penetrar en el *xilema* primario. El camino seguido estará determinado por las resistencias que los caminos alternativos ofrecen a su paso. Hay que distinguir dos caminos alternativos: el **simplasto** (conjunto de células interconectadas mediante plasmodesmos) y el **apoplasto** (conjunto de espacios intercelulares)
 - En general, se considera que el apoplasto formado principalmente por sustancias hidrófilas, presenta una menor resistencia al paso de agua que el simplasto, en el que abundan lípidos, sustancias hidrófobas, orgánulos y partículas que aumentan la viscosidad del medio. El camino que siguen el agua y los solutos en la planta puede ser apoplástico o simplástico, o una combinación de ambos. En la raíz, el agua discurre mayoritariamente por el apoplasto (espacios intercelulares) (**Figura 12.6**).



Figura 12.6 Rutas simplástica y apoplástica.

■ El papel de la endodermis.

- La endodermis es la capa más interna de la corteza y se caracteriza porque sus células disponen de forma compacta no dejando espacios intercelulares y, por la presencia de la **Banda de Caspary** (depósitos de suberina) en sus paredes celulares anticlinales y tangenciales (**Figura 12.7** y apartado sobre la endodermis en el **tema 6**).



Figura 12.7 Disposición de la Banda de Caspary en la endodermis.

- Debido a la presencia de la banda de Caspary la vía apoplástica en la endodermis presenta una resistencia muy alta, y el flujo de agua a través de estas paredes es prácticamente nulo. La suberificación de la endodermis bloquea la vía apoplástica, y en este punto el agua debe atravesar las membranas citoplasmáticas y los protoplastos de las células para entrar en el xilema.

representa una resistencia de cierta magnitud, pero mucho menor a la resistencia de las paredes. Una vez superada la resistencia de la endodermis, el agua vuelve a encontrar una vía apoplástica (**Figura 12.8**).



Figura 12.8 Efecto de la banda de Caspary sobre la circulación del agua en la endodermis.

- Por lo tanto, el flujo de agua hasta el cilindro central se verá influido por la resistencia de las membranas que debe atravesar, resistencia que depende de la estructura, la fluidez y la funcionalidad de las membranas. No son las adecuadas para el correcto funcionamiento de las membranas que requiere ATP, cualquier factor que afecte negativamente a la respiración (anaerobiosis, bajas temperaturas), afectará

■ La presión radical.

- Otra de las consecuencias de la presencia de la endodermis en la raíz es la presión radical, que se genera en el xilema de la raíz y empuja el agua hacia arriba. Cuando la transpiración es muy reducida o nula, como ocurre durante la noche, las células de la raíz pueden aún secretar iones dentro del xilema. Dado que las células de la raíz están rodeadas por la endodermis, los iones no tienden a salir de la raíz, y el aumento de concentración dentro del xilema causa una disminución de la presión de agua, y el agua se desplaza hacia dentro del xilema por ósmosis, desde las células circundantes. Se crea así una presión positiva llamada presión de raíz (presión de raíz) que fuerza al agua y a los iones disueltos a subir por el xilema hacia arriba (**anión**).
- Las gotas de agua similares al rocío que aparecen a primeras horas de la mañana en las hojas pequeñas ponen de manifiesto la existencia de la presión radical. Es el rocío, pero que proceden del interior de la hoja, este fenómeno lo conocemos como **gutación** (del latín “*gutta*”, gota); **Figura 12.9**.



Figura 12.9 El efecto de la presión radical se manifiesta en el proceso de gutación.

- La presión radical es menos efectiva durante el día, cuando el movimiento de agua en la planta es más rápido, debido a la transpiración. Esta presión no es suficiente para mover el agua hasta la parte más alta de un árbol de gran porte, más aún, algunas palmeras no desarrollan presión de raíz. Por lo que su presencia no está generalizada, variable según las especies, suele ser baja.

■ La Transpiración.

■ Definición.

- Se entiende por transpiración la pérdida de agua, en forma de vapor, a través de las partes de la planta, si bien se realiza fundamentalmente por las hojas.
- La transpiración está íntimamente relacionada con una función de vital importancia para el crecimiento de las plantas, la fotosíntesis. La absorción de dióxido de carbono para la fotosíntesis y la pérdida de agua por transpiración están inseparablemente relacionadas en las plantas verdes, y todas las condiciones que favorecen la transpiración favorecen la fotosíntesis.

■ El ascenso del agua en la planta.

- El agua entra en la planta por la raíz y es despedida en grandes cantidades ¿va el agua de una parte a otra?. El camino general que sigue el agua en su camino es claramente identificado, y puede evidenciarse con un sencillo experimento: un tallo cortado en una solución de colorante (preferiblemente el tallo se coque para evitar la entrada de aire en los conductos xilemáticos). El colorante delinea claramente los elementos conductores del xilema hasta las últimas terminaciones.
- Una vez alcanzado el xilema de la raíz, el agua con iones y moléculas disueltas en lúmenes de tráqueas y traqueidas, y se distribuye por ramas y hojas hasta las terminaciones de xilema inmersas en el tejido foliar.
 - El xilema (ver [tema 4](#)) es un tejido especialmente adaptado para el transporte del agua a lo largo de la planta, ya que además de recorrerla en todos los elementos conductores, dispuestos en hileras longitudinales, carece de vida en su madurez; de esta forma los elementos se convierten en lúmenes de conductos más o menos continuos por los que el agua circula como si fuera una casa.
 - Los elementos conductores que componen el xilema son las **traqueidas** con puentes de pared en sus paredes, y las **tráqueas** o **elementos de los vasos** separados entre sí por perforaciones, los elementos de los vasos se unen formando los vasos. Las punteaduras oponen mayor resistencia al ascenso, que las perforaciones de las tráqueas. Por lo que el flujo es más rápido en las tráqueas, y aumenta con el diámetro y la longitud de los elementos (Figura 12.10). Las paredes de tráqueas y traqueidas son superficies lisas de forma muy efectiva.



Figura 12.10 Camino que recorre el agua por el interior de tráqueas.

- En condiciones de transpiración intensa el agua en el xilema está bajo tensión sometida a una presión negativa. El efecto de vacío causado por la tensión en los conductos de xilema. Sin embargo, las paredes secundarias, gruesas y lignificadas de las tráqueas y traqueidas resisten la tensión.
- **El mecanismo de la cohesión-adhesión-tensión, o transpiración tirón.**
 - Para poder entender el origen de la tensión que se genera en el xilema en cuenta que desde las últimas terminaciones xilemáticas de las hojas el camino hacia el exterior, a través del parénquima hasta alcanzar las células que limitan los espacios intercelulares del mesófilo, para entonces entrar en la fase de transpiración.
 - A medida que el agua se evapora, disminuye el Ψ de las superficies evaporantes, estableciéndose así una diferencia de potencial hídrico entre estas y las células que se sitúan un poco por detrás en el camino descrito, lo que genera un flujo de agua hacia las superficies evaporantes, y la caída del Ψ se transmite a las terminaciones del xilema foliar. A favor de este gradiente de Ψ , en el interior de los elementos xilemáticos, generando en ellos una **presión negativa** que, se transmite a lo largo del xilema, provocando el ascenso del agua, y provocando la caída del Ψ en el xilema de la raíz.
 - Es así como, mientras haya transpiración el Ψ de la raíz se iguala al que en el suelo y la absorción de agua se producirá espontáneamente. Es físicamente imprescindible que la columna de agua se mantenga unida que la tensión del xilema se transmita hasta la raíz. La columna se mantiene unida gracias a las potentes fuerzas de cohesión entre las moléculas de agua. Por otra parte las fuerzas de adhesión entre el agua y las paredes de las traqueidas y los vasos son tan importantes como la cohesión y la tensión, para el ascenso del agua.
 - Debido a que el ascenso del agua en la planta, fundamentalmente, depende de la tensión que se genera en el xilema, y a las fuerzas de cohesión y adhesión.

las moléculas de agua, el modelo adoptado se conoce como mecan
adhesión-tensión (**Figura 12.11**).



Figura 2.11 A: Modelo simplificado que demuestra la teoría de la tensión. B: La transpiración por las hojas es suficiente para generar una tensión negativa. (Figura modificada de [Raven, P.H., Evert, R.F. a "Biology of Plants". 6th ed., W.H. Freeman and Company](#)).

■ **Las columnas de agua se pueden romper (cavitación y embolia).**

- A pesar de las fuerzas de cohesión de las moléculas de agua, las columnas de agua pueden romper (**cavitar**), esto es debido a que los gases disueltos en el agua a altas tensiones extremas tienden a escapar formando burbujas (**Figura 12.12**).
- Las burbujas pueden interrumpir la columna líquida y bloquear la conducción.

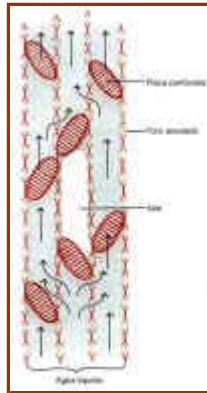


Figura 2.12 Las columnas de agua se pueden romper, debido a que los gases disueltos bajo tensiones extremas tienden a escapar formando burbujas que pueden bloquear la conducción. (Figura modificada de [Evert, R.F. and Eichhorn, S.E., 1999. "Biology of Plants". 6th ed., W.H. Freeman and Company](#)).

- El agua del vaso bloqueado puede moverse entonces lateralmente al vaso contiguo y continuar así su camino. Los gases de la burbuja permanecen en el vaso original. Si se aumenta la presión en el xilema, bien por disminución de la presión radical (durante la noche).
- Causas:
 - Déficit hídrico asociado a altas tasas de transpiración xilemáticas.
 - La congelación del xilema en invierno y su descongelación produce burbujas.
 - La acción de patógenos (*Ceratocystis ulmi*).

■ **Mecanismo de la transpiración.**

- Como ya se ha visto, el movimiento del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera depende de las diferencias de potencial. Es decir,

$$\Psi_{\text{suelo}} > \Psi_{\text{planta}} > \Psi_{\text{atmósfera}}$$

Considerando por separado los distintos tramos dentro de la planta el gradiente hídrico será:

$$\Psi_{\text{suelo}} > \Psi_{\text{xilema raíz}} > \Psi_{\text{xilema tallo}} > \Psi_{\text{hoja}} > \Psi_{\text{atmósfera}}$$

- 0,5 MPa -0,6 MPa -0,8 MPa -0,8 MPa -95 MPa

- Como puede verse la mayor diferencia de Ψ corresponde al último tramo, es decir, el agua de la hoja a la atmósfera. (**Figuras 12.13 y 12.14 y animaciones 12.13 y 12.14**).

Figura 12.13 Representación del potencial hídrico en los diferentes tramos de la planta, seguido por el agua desde el suelo a la atmósfera a través de la planta.



Figura 12.14 Representación del potencial hídrico en los diferentes tejidos de la planta, seguido por el agua desde el xilema a la atmósfera a través del mesófilo.

- El Ψ atmósfera estará determinado por:
 - La **HR del aire**, que a su vez depende de la temperatura, de modo que atmósfera cálida y seca determinarán valores de Ψ atmósfera muy bajos.
 - La **velocidad del viento**. Las corrientes de aire se llevan el vapor de agua de la superficie foliar, y hace más acusado el gradiente de concentración entre el interior de la hoja y el aire circundante. Por lo tanto, el viento aumenta la evaporación de las moléculas de agua del interior de la hoja.
 - De todas formas, el factor que más influye en la transpiración (flujo de agua) es la **apertura de los estomas**.
- El mecanismo del movimiento estomático.
 - La capacidad de los estomas de abrirse o cerrarse, se basa en las células que los rodean. Como se puede experimentar en la **figura 12.15**, cada estoma tiene dos células estomáticas o células de guarda. Los movimientos estomáticos están provocados por los cambios de turgencia de estas células. Cuando las células oclusivas están turgentes, se arquean, y el estoma se abre. Cuando pierden agua, se vuelven flácidas y el poro se cierra.



Figura 12.15 Mecanismo de apertura y cierre de los estomas. (a) abre el estoma cuando gana turgencia. La apertura del estoma cuando las células oclusivas (c) ganan turgencia es debida a la disposición radial de las microfibrillas de la pared celular. Como las dos células están unidas por sus paredes longitudinales, la expansión longitudinal las obliga a curvarse y el estoma se abre. (b) cierra el estoma cuando pierde turgencia. (c) células oclusivas. Curtis, H., y Barnes, N., 1997. "Invitación a la Biología". 5ª edición.

- Las células oclusivas presentan la peculiaridad de que las microfibrillas de la pared están dispuestas radialmente, en forma de arco, en la zona que bordea al ostiolo. Además en esta zona la pared es más engrosada que en el resto, y por tanto es más rígida y menos deformable. En situaciones de alto contenido hídrico (ver **Figura 12.15**) de turgencia del protoplasto tiene efectos diferentes sobre la pared: las exteriores se curvan en mayor medida que las interiores (cerca del ostiolo); por lo que estas paredes interiores se separan y aumenta su diámetro. En situaciones de bajo contenido hídrico las células oclusivas las lleva a su forma original y el estoma se cierra.
 - Cabe preguntarse cuál es la causa de los cambios en la turgencia de las células oclusivas. Para que se produzca la entrada de agua en las células oclusivas debe generarse una diferencia de potencial hídrico.
 - La turgencia, se mantiene o se pierde mediante el movimiento de agua y los movimientos estomáticos resulta de la presión de turgencia de las células oclusivas. El movimiento de agua hacia las células oclusivas provoca un movimiento de agua hacia el exterior. Alternativamente, la disminución de la concentración de solutos en las células oclusivas provoca el movimiento del agua hacia el exterior.
 - Con las técnicas que permiten medir la concentración de solutos en las células oclusivas, se sabe que el soluto que genera el movimiento osmótico del agua, es el **ión potasio**. El aumento de concentración de K^+ , el estoma se abre.

descenso, el estoma se cierra.

- El potencial hídrico de la célula oclusiva disminuye durante la apertura estomática, se verifica un aumento de la concentración del catión potasio (K^+) dentro de la célula. Como contrapartida, también se produce un aumento de las concentraciones de iones negativos, concretamente los aniones cloruro (Cl^-). Los iones K^+ y Cl^- proceden del exterior de la célula. El malato se genera en la célula oclusiva, por hidrólisis del almidón derivado de la hidrólisis del almidón.
- El agua que entra en las células, debido a la caída de un aumento de la presión de turgencia, que causa que se traduce en un Ψ_p creciente. Cuando el agua compensa la caída anterior derivada de la disminución de la entrada de agua cesa. Cuando el estoma se cierra, el agua que habían entrado abandonan la célula, y la concentración de soluto disminuye (**animación 12.8**).
- La **luz** estimula la apertura de los estomas, intervienen los canales activos de membrana que expulsan protones (H^+) hacia el exterior de la célula oclusiva, permitiendo la entrada de los iones K^+ y Cl^- a la célula. Esto favorece la fotosíntesis en las células del mesófilo; de esta forma se reduce la concentración de este gas en los espacios intercelulares de las células oclusivas se mantiene baja.
- El **CO₂** influye sobre la apertura estomática en dos formas. A bajas concentraciones es necesario para la producción de los productos de hidrólisis del almidón, pero las concentraciones elevadas provocan el cierre de los estomas.
- En cuanto a la **temperatura**, dentro de los intervalos (entre 10 y 25°C), ésta no afecta, por lo común, la apertura o cierre de los estomas. Sin embargo, las temperaturas superiores a 35°C provocan el cierre de los estomas en bastantes especies.
 - Un aumento de temperatura provoca un aumento de la transpiración y, por lo tanto, un aumento de las concentraciones de dióxido de carbono. Numerosas especies de plantas cierran sus estomas al mediodía, al parecer, por una caída de la presión hídrica y el efecto de la temperatura en la concentración de carbono.
- La apertura estomática se ve afectada además por otros factores. Uno de ellos es el **contenido hídrico del suelo y de la planta**. Si el agua por transpiración no pueden ser compensadas por el agua que las células oclusivas pierden la turgencia y el estoma se cierra. La cantidad de agua de que puede disponer la planta llega a ser crítica (que varían según las especies), los estomas se cierran por la evaporación del agua restante. Esto se produce antes de que pierda su turgencia y se marchite. La capacidad de anticiparse al estrés hídrico depende de la acción de la hormona **ácido abscísico**. Esta hormona actúa uniéndose a receptores de la membrana plasmática de las células oclusivas. La acción de esta hormona desencadena un cambio en la membrana que provoca la pérdida del soluto (K^+) de las células oclusivas.
- Los estomas no solo responden a factores ambientales, también muestran ritmos diarios de apertura y cierre, es decir, **circadianos**.
- En la mayoría de las especies, los estomas se cierran tarde cuando la fotosíntesis ya no es posible, y vuelven a abrirse mañana, es decir, los estomas están abiertos durante la noche.
 - Pero esto no ocurre en todas las plantas, una excepción son las plantas crasas o suculentas, como la piña *Ana*

cactus y numerosas especies de la familia *Cra* entre otras, abren sus estomas por la noche, c agua por transpiración son menores. No solam descende por la noche, sino que además la hu normalmente muy superior a la del día. Ambos decisivos para reducir la transpiración. El **meta Crasuláceas** (CAM) característico de estas pla para el flujo del carbono que no difiere sustanc plantas C4. Por la noche, cuando los estomas plantas CAM toman dióxido de carbono y lo co orgánicos. Durante el día, con los estomas cer carbono es liberado de los ácidos orgánicos pe fotosíntesis.

■ Consecuencias de la transpiración.

- Cuando los estomas están abiertos la planta pierde agua por transpiración, el CO₂ atmosférico, y la fotosíntesis puede tener lugar. La transpiración, po como el coste fisiológico de la fotosíntesis, pero hay que tener también en c consideraciones.
- La evaporación del agua consume una cantidad de energía considerable, d calor latente de vaporización de esta sustancia, energía que procede de la la hoja recibe. La transpiración, por tanto, contribuye al balance térmico de fracción de la energía no se gastara de esta manera, aumentaría la temper pudiendo llegar a límites incompatibles con la actuación de los sistemas en mayoría de los procesos metabólicos.
- La transpiración es, además, el mecanismo que origina la tensión en el xile agua en la planta. Mecanismo que permite la distribución en toda la planta nutrientes minerales absorbidos por las raíces.

■ Nutrición mineral.

- Si se elimina toda el agua de una planta y se determina luego su peso, la cantidad **seco** de la planta, y corresponde a las restantes sustancias, orgánicas e inorgánicas sustancias están compuestas por distintos elementos en la siguiente proporción (T

Tabla 2.1 Composición elemental de cada elemento en un tejido vegetal, expresado en peso seco.

- Entre el **90-95%** del peso seco está constituido por carbono, oxígeno e hidrógeno, principales constituyentes de las sustancias orgánicas que forman el cuerpo vegetal
- El **5-10%** restante del peso seco corresponde a otros elementos cuya presencia es correcta desarrollo de la planta. Se les llama nutrientes minerales, y entran en la p forma de iones inorgánicos disueltos en el agua que la planta absorbe por las raíces acumulan en la planta en cantidades considerables, son los **macronutrientes**: nitr potasio, magnesio, calcio y azufre. Otros se encuentran en cantidades mucho mer **micronutrientes**: hierro, cobre, cinc, molibdeno, manganeso, boro y cloro. Esta cl validez relativa, ya que en algunos casos algunos macronutrientes se acumulan en que ciertos micronutrientes (**Figura 12.16**).



Figura 12.16 Representación del porcentaje de peso seco que corresponde a los macronutrientes y micronutrientes en una planta.

■ Importancia de los nutrientes.

- **Nutriente esencial:** aquel que tiene una influencia directa sobre el metabo

(Figura 12.17).

- Su presencia resulta determinante para la consecución de un ciclo b
- No debe poder ser reemplazado por otro en su acción.



Figura 12.17 Forma de determinar si un nutriente mineral

- Pueden haber en las plantas otros elementos que solo sean esenciales par bien que sin ser esenciales puedan reemplazar a algún elemento esencial. encontrarse otros elementos sin función conocida que la planta los acumul en el medio (Tabla 12.2).

Tabla 12.2 Resumen de las funciones más importantes de los nutrientes ir plantas. (Tabla tomada de **Taiz, L. and Zeiger, E., 1998, "Plant Physiology Associates, Inc., Publishers).**

| ELEMENTO | FORMA PRINCIPAL EN LA QUE EL ELEMENTO ES ABSORBIDO | CONCENTRACIÓN USUAL EN PLANTAS SANAS (% DEL PESO SECO) | FUNCIONES I |
|-------------------------|--|--|--|
| Macronutrientes: | | | |
| Carbono | CO ₂ | ≈ 44 % | Componente de cc orgánicos. |
| Oxígeno | H ₂ O u O ₂ | ≈ 44 % | Componente de cc orgánicos. |
| Hidrógeno | H ₂ O | ≈ 6 % | Componente de cc orgánicos. |
| Nitrógeno | NO ₃ ⁻ o NH ₄ ⁺ | 1-4 % | Aminoácidos, prote ácidos nucleicos, c coenzimas. |
| Potasio | K ⁺ | 0,5-6 % | Enzimas, aminoáci proteínas. Activador de much Apertura y cierre d |
| Calcio | Ca ²⁺ | 0,2-3,5 % | Calcio de las parec Cofactor enzimáti Permeabilidad celu Componente de la regulador de la me actividades enzimé |
| Fósforo | H ₂ PO ₂ ⁻ o HPO ₄ ²⁻ | 0,1-0,8 % | Formación de com de "alta energía" (/ Ácidos nucleicos. Fosforilación de az Varios coenzimas Fosfolípidos. |
| Magnesio | Mg ²⁺ | 0,1-0,8 % | Parte de la molécu Activador de much |
| Azufre | SO ₄ ²⁻ | 0,05-1 % | Algunos aminoáci Coenzima A. |
| Micronutrientes: | | | |
| | | | Síntesis de clorc |

| | | | |
|--|--|----------------|--|
| Hierro | Fe ²⁺ o Fe ³⁺ | 25-300 ppm | nitroge |
| Cloro | Cl ⁻ | 100-10.000 ppm | Ósmosis y equilibri probablemente ese reacciones fotosint producen oxígeno. |
| Cobre | Cu ²⁺ | 4-30 ppm | Activador de cierta |
| Manganeso | Mn ²⁺ | 15-800 ppm | Activador de cierta |
| Zinc | Zn ²⁺ | 15-100 ppm | Activador de cierta |
| Molibdeno | MoO ₄ ²⁻ | 0,1-5,9 ppm | Fijación del nitróge nitrato. |
| Boro | BO ₃ ⁻ o B ₄ O ₇ ²⁻ | 5-75 ppm | Influye en la utiliza |
| Elementos esenciales para algunas plantas u organismos: | | | |
| Cobalto | Co ²⁺ | Trazas | Requerido por micr fijan el nitrógeno. |
| Sodio | Na ⁺ | Trazas | Equilibrio osmótico probablemente no muchas plantas. R algunas especies c marismas. Puede s todas las plantas q fotosíntesis C4. |

Los nutrientes en el suelo.

- Principal medio donde crecen las plantas.
- Composición del suelo:
 - Materia sólida y espacio poroso (aire y agua).
 - Fuente de nutrientes para las plantas.
 - Tipos de suelo según su textura.
- Fuente de nutrientes para la planta.
 - La cantidad total presente de cada nutriente no determina por sí sola la *dis* planta. Influyen otros **factores**.
 - El pH (Figura 12.18):**
 - Neutro o poco ácido (5-7): favorece la disponibilidad de los n
 - Un pH muy bajo puede insolubilizar algunos nutrientes y mov (Al³⁺), con frecuencia tóxico.
 - Valores muy altos: reducen la disponibilidad. Fósforo:
 - el PO₄³⁻ se absorbe con más dificultad que los fosfato PO₄²⁻ H⁺).
 - La baja solubilidad de algunos iones metálicos se con quelatos con moléculas orgánicas solubles.

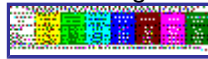


Figura 12.18 Forma en que el pH afecta nutrientes minerales. La anchura de cada disponibilidad de dicho elemento por par

- Escasez o ausencia de O₂:**
 - Predominan las formas químicas reducidas: menos solubles

absorbibles.

- Los ambientes oxidantes favorecen la absorción de muchos i
 - Nitrógeno: estará como NO_3^- en lugar de cómo NH_4^+
- **Partículas del suelo: arcilla y humus.**
 - En la estructura del suelo aparecen, además de las partículas inorgánicas procedentes de la degradación de rocas y minerales, partículas de origen orgánico, agua y aire (**Figura 12.19**)
 - Pueden llevar sobre su superficie una cierta cantidad de carga (normalmente), capaces de adsorber ciertos cationes, como K^+ (**Figura 12.20**).
 - Los cationes adsorbidos no son arrastrados por el agua, pero pueden pasar a la solución del suelo o a la raíz mediante el intercambio por otro catión o por protones procedentes del ácido cítrico (**Figura 12.21** y **animación 12.9**).

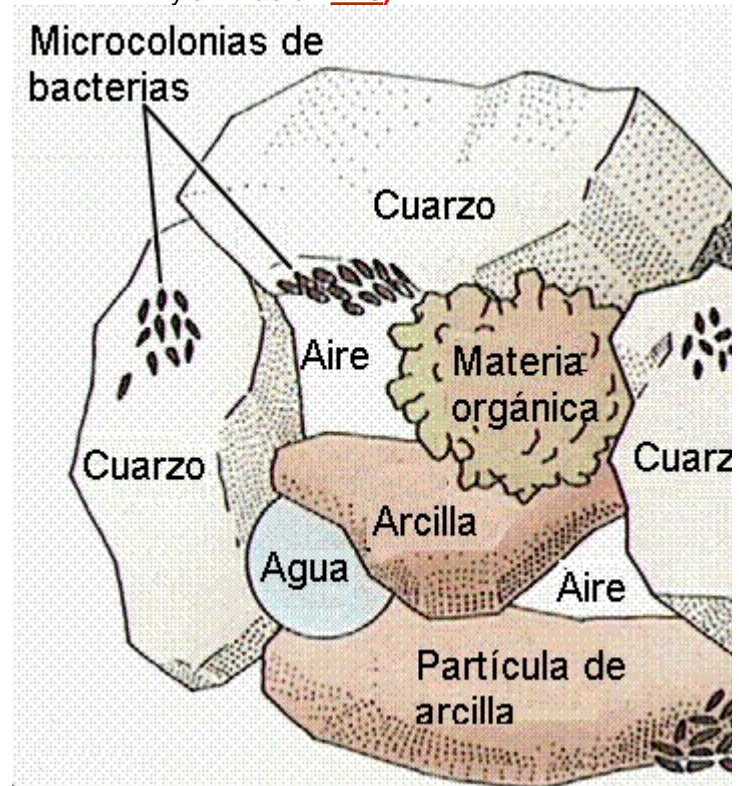


Figura 12.19 Estructura del suelo
(Modificada de <http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookT>)

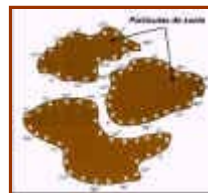


Figura 12.20 A medida que las rocas se deshacen, los componentes más resistentes, por lo que las rocas fragmentadas tienen cargas negativas en su superficie. Debido a esto, los cationes, al ser liberados no se pierden sino que se quedan cerca de las partículas por las débiles cargas eléctricas.

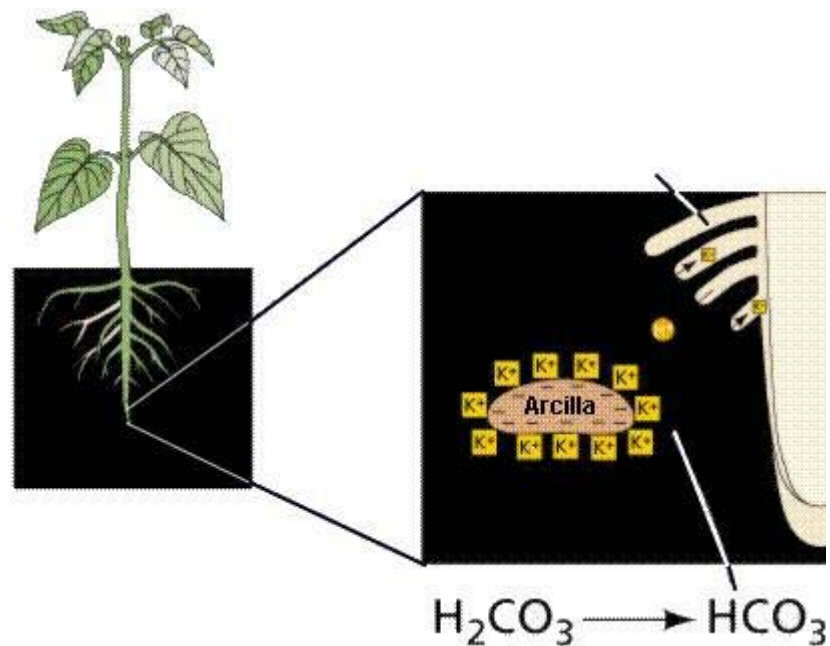


Figura 12.21 Papel de los pelos radicales en el incremento de la superficie de intercambio de los nutrientes minerales en el suelo.
(Modificada de <http://gened.emc.maricopa.edu/Bio/BIO181/BIOBK/BioBookTOC.html>)

■ Absorción de nutrientes inorgánicos por la raíz.

- La absorción de iones inorgánicos tiene lugar a través de la epidermis de la raíz. El camino que siguen los iones desde la epidermis de la raíz a la endodermis es **simplástico**; el movimiento de los iones continúa en el simplasto cortical, de protoplasto a protoplasto, vía placas de la endodermis y se incorporan a las células del parénquima del cilindro vascular. En el parénquima cortical, los iones son secretados al xilema (vasos o traqueidas) por transporte activo mediado por transportadores.

■ Absorción activa de soluto.

- Como se puede comprobar la composición mineral de las células de la raíz difiere de la del medio en que crece una planta. En una experiencia realizada en guisantes se encontró que las células de la raíz tenían una concentración de iones potasio que era 100 veces mayor que la de la solución nutritiva. En otro estudio se demostró que las vacuolas de las células de la raíz de nabo (*Brassica napus*) contenían 10000 veces más potasio que la solución nutritiva.
- Sabido que las sustancias no difunden en contra de un gradiente de concentración, los minerales se absorben por **transporte activo**. Por otra parte la absorción es un proceso activo que necesita energía; si las raíces son privadas de la presencia de oxígeno se envenenan de forma que la respiración se minimiza, la absorción de minerales se ve afectada de forma muy marcada. Igualmente, si se priva a una planta de luz, cesará la absorción de minerales una vez se hayan agotado las reservas de hidratos de carbono, y las libera al medio de la solución del suelo.
- Así pues, el transporte de iones desde el suelo a los vasos del xilema requiere transporte activo a través de membranas: uno en la membrana citoplasmática epidérmica durante la absorción y otro en la membrana citoplasmática de las células del parénquima vascular durante la secreción a los vasos.

■ La absorción radical depende de varios factores.

■ Factores endógenos.

- **Crecimiento de la raíz:** permite explorar nuevos volúmenes de suelo.
- **Presencia de micorrizas:** asociación de tipo mutualista con diversos hongos.
 - La raíz cede las sustancias orgánicas que el hongo necesita, la presencia de éste favorece notablemente la absorción de agua y nutrientes, especialmente P (**Figura 12.22**).

Figura 12.22 Efecto de las micorrizas. En la maceta



ha sido tratado adecuadamente para destruir los hongos, la planta sufre la carencia de fósforo y eso repercute en las macetas centrales y de la derecha los hongos estarán micorrizas asociados a las raíces de las mismas.

- Aporte de **fotoasimilados** para la producción de ATP (necesario para el transporte activo).
- **Factores exógenos.**
 - Temperatura, pH y aireación, principalmente.

■ Transporte de nutrientes inorgánicos.

- Cuando los iones inorgánicos son secretados en el interior de los vasos de xilema rápidamente conducidos hacia arriba y por toda la planta gracias a la corriente de agua. Algunos iones se mueven lateralmente desde el xilema hacia los tejidos circundantes de los tallos, mientras que otros son transportados hacia las hojas.
- Una vez alcanzadas las hojas los iones pueden seguir tres caminos:
 - (1) son transportados con el agua en el apoplasto de la hoja;
 - (2) pueden permanecer en el agua de transpiración y llegar a los lugares por donde se evapora el agua, los estomas y células epidérmicas; y
 - (3) La mayoría de los iones entran en los protoplastos de las células de la hoja por mecanismos en los que está implicado el transporte activo, y moverse a otras partes de la hoja, incluyendo el floema.
- Los iones inorgánicos, en pequeñas cantidades, también se pueden absorber a través de la superficie de las hojas. Una posibilidad que se utiliza en la **fertilización foliar** y que consiste en la aplicación de micronutrientes al follaje.
 - Fundamental en las plantas epífitas.
 - Permite que las plantas absorban diversas sustancias que, aplicadas en las hojas, actuarán como fertilizantes, herbicidas, etc.
- Cantidades importantes de los iones inorgánicos que son importados por las hojas son posteriormente intercambiados con el floema en los nervios foliares, y exportados en la corriente de fotosimilados. Cuando los nutrientes se dirigen hacia el floema, pueden reciclarse; es decir pueden intercambiarse con el xilema. Pero sólo los nutrientes que pueden moverse en el floema, a los que se llama floema-móviles, se pueden exportar significativamente desde las hojas.
- El **N**, el **P**, el **K**, y el **Mg** son típicamente **móviles** y pueden ser transportados con facilidad a otros órganos, mientras que el **Ca**, el **S** y el **Fe** son más o menos **inmóviles** y tienen el primer destino alcanzado hasta la muerte de ese órgano.

■ Suministro de nutrientes y crecimiento.

- Debido a la esencialidad de los nutrientes para la formación de nuevas moléculas existe una estrecha relación entre suministro de nutrientes y crecimiento.
- Para estudiar esta relación, por lo general se recurre a las técnicas de **cultivo hidropónico** en soluciones nutritivas. La técnica de cultivo hidropónico se basa en reemplazar el suelo, por agua o algún otro material inerte, de tal forma que no proporcione a la planta el nutriente. El aporte de nutrientes se realiza añadiendo al sustrato inerte una solución que contendrá diversas sales inorgánicas cuyos aniones y cationes llevarán los elementos necesarios para el crecimiento de las plantas. Existen diferentes fórmulas estandarizadas de soluciones completas, que permiten estudiar el crecimiento de las plantas. Sin embargo, también es posible modificar esta composición para que ocurra cuando un determinado nutriente falta, está en cantidades muy bajas, o en exceso.
- Cuando se estudia la respuesta del crecimiento frente a cantidades variables de un nutriente se obtiene una curva como la siguiente (**Figura 12.23**).

Figura 12.23 Respuesta del crecimiento de las plantas ante concentración de un nutriente: (a) región de deficiencia; (b) región de concentración óptima; (c) región de toxicidad; (d) factores son limitantes del crecimiento. (Figura tomada de [Martínez-Laborde, J.B., 1994. "Introducción a la Fisiología Vegetal". Ed.](#)



- La primera parte de la curva corresponde a concentraciones bajas del nutriente, es una cierta pendiente. Representa la **zona de carencia o deficiencia**, en la que la disponibilidad está por debajo de los requerimientos, y el elemento en estudio es limitante del crecimiento. En esta zona de carencia habrá un menor crecimiento que el que correspondería con un suministro en cuestión, además también aparecerán en muchos casos manchas amarillentas, coloraciones rojizas, necrosis, etc. En esta región un aumento de la concentración corresponderá un aumento proporcional del crecimiento.
 - La localización de los síntomas estará en relación con la movilidad del nutriente. Los elementos móviles, serán transportados a las zonas en crecimiento, y los síntomas aparecerán en las hojas más viejas, generalmente las inferiores. En el caso de elementos inmóviles los síntomas de deficiencia se manifestarán en las partes jóvenes.
 - En condiciones naturales las deficiencias pueden estar causadas por la escasez del nutriente en el suelo, por encontrarse el nutriente en formas químicas inadecuadas, o bien por algún otro compuesto.
- La segunda parte de la curva es casi horizontal. Representa la **zona de concentración**, que se ha alcanzado el máximo crecimiento que los otros factores permiten. El nutriente dejado de ser limitante y un aumento en su concentración no produce mayor crecimiento. Otros factores actúan como limitantes.
- Si se sobrepasa con mucho la concentración óptima, se llega a la **zona de toxicidad**, que produce una caída del crecimiento, debido a efectos tóxicos del nutriente.
- **Síntomas de carencias. Ejemplos.**



Figura 12.24a

Figura 12.24b

Figura 12.24c

Figura 12.24d

Figura 12.24e



Figura 12.24f



Figura 12.24g

Figura 12.24a Principales síntomas carenciales producidos por macronutrientes.

Figura 12.24b Principales síntomas carenciales producidos por micronutrientes.

Figura 12.24c Síntomas de carencia de Magnesio en tomate.

Figura 12.24d Síntomas de carencia de Zinc.

Figura 12.24e Síntomas de carencia de Hierro en un rosal.

Figura 12.24f Síntomas de carencia de Fósforo en vid.

Figura 12.24g Síntomas de carencia de Manganeso en patata.