



# **FISIOLOGIA VEGETAL**

## **PARTE I**

**Introducción a la Fisiología Vegetal**

**Estructura y Función Vegetal: Células, Tejidos y Órganos**

**Relaciones Hídricas: Absorción, Transporte y Pérdida de agua**

**Transporte de sustancias orgánicas**

**Elaborado por: Fernando Pérez Leal**

**2017**

## INTRODUCCIÓN A LA FISIOLÓGÍA VEGETAL

La fisiología vegetal es una disciplina que se refugia en el laboratorio para su estudio, manipula las condiciones de crecimiento del individuo y mide la respuesta de un determinado proceso.

De Wikiedia, la enciclopedia libre.- La fisiología vegetal estudia los fenómenos vitales que conciernen a las plantas. Estos fenómenos pueden referirse al metabolismo vegetal al desarrollo vegetal; al movimiento vegetal o a la reproducción vegetal. Los fenómenos relativos a la herencia constituyen un parte tan importante de la fisiología que ha llegado a formar una disciplina independiente, la genética; así como la ecofisiología, estudia los fenómenos fisiológicos fuera del laboratorio, en su medio ambiente natural, el cual está sujeto a cambios y alteraciones, como resultado de actualizar y sistematizar la información relacionados a los diversos aspectos.

La asignatura servirá para explicar y aplicar el fundamento básico, teórico y conceptual de las funciones y procesos vitales de los vegetales sobre organización, morfogénesis, crecimiento, desarrollo, regularización metabólica, nutricional, hormonal y ambiental, en la solución de problemas de crecimiento, desarrollo y producción de los vegetales. Una guía para establecer por medio del método científico las leyes que rigen su actividad mediante la observación, la experimentación y el examen científico de la información obtenida.

El nombre de Fisiología deriva del griego *physis* que significa *función* y *logos* que *significa ciencia*.

Sir Francis Bacon publicó uno de los primeros experimentos sobre fisiología vegetal en 1627, en el libro *Sylva Sylvarum*. Bacon cultivó varias especies terrestres, incluido un rosal en agua, y llegó a la conclusión de que se necesitaba el sustrato para mantener las plantas erguidas. Jan Baptist Van Helmont publicó lo que se considera el primer experimento cuantitativo en esta materia en 1648. Durante cinco años, cultivó un sauce en una maceta que contenía 90,718 Kg de sustrato desecado en un horno. Este sustrato perdió solamente 900 gramos de su peso y dedujo que las plantas obtienen todo su peso del agua, no del suelo. Lo que posteriormente se comprobaría que su deducción era errónea.

En 1699, John Woward publicó experimentos sobre el crecimiento de la menta verde en diferentes tipos de aguas y averiguó que crecía mucho mejor en agua con sustrato añadido en lugar de en agua destilada.

A Stephen Hales se le considera el padre de la fisiología vegetal debido a los muchos experimentos realizados y recogidos en su libro; si bien Julius von Sachs unificó las diferentes partes de la fisiología vegetal reuniéndolas como disciplina. Su *Lehrbuch der Botanik* fue como la biblia de esta materia en sus tiempos. Durante la década de 1800, los investigadores descubrieron que las plantas absorben los nutrientes minerales esenciales como iones inorgánicos del agua. En condiciones naturales, el suelo actúa como almacén de nutrientes minerales, pero este suelo, en sí mismo, no es esencial para su crecimiento. Cuando los minerales, del sustrato se disuelven en el agua las raíces de la planta los absorben rápidamente, el suelo ya no es necesario para que esta prospere. Esta observación es la base de la hidroponía, el crecimiento en una solución líquida en lugar de sustrato, lo que se ha convertido en una técnica estándar de investigación biológica, ejercicios educativos en laboratorios o producción de cultivos como pasatiempo.

La Fisiología Vegetal empezó a tomar cuerpo en 1800 cuando Frenchman J. Senebier editó su primera monografía en cinco volúmenes titulada "Plant Physiology", en la que incluyó no solo sus propios resultados experimentales, sino también los de otros científicos en este campo, tales como M. Malpighi, que describió el flujo de sustancias en la planta (1775); Stephen Hales, que propuso que el agua y las sales minerales se transportaban por el xilema, mientras que otras sustancias lo hacían por el floema (1727); J. Priestley, que sentó las bases para el descubrimiento de la fotosíntesis (1771), entre otros.

Según Ana Maria Ortuño Tomás, et al Evolución de la Fisiología Vegetal en los últimos 100 años. Departamento de Biología Vegetal (Fisiología Vegetal), Universidad de Murcia. Revista Eubacteria. Cien años de avances en ciencias de la vida. Nº 34. 2015. ISSN 1697-0071 74. En el siglo XX, en los últimos 100 años se ha producido un vertiginoso aumento en la investigación sobre diversos aspectos de la Fisiología Vegetal, gracias al desarrollo de diversas técnicas analíticas como la cromatografía de gases y la líquida, la espectrometría de masas, la resonancia magnético nuclear (RMN), la microscopía óptica y electrónica, los cultivos in vitro de plantas, órganos y células, y las técnicas moleculares. Todo ello ha permitido profundizar en el conocimiento de las diversas ramas de esta ciencia. Los conocimientos adquiridos en los últimos años han facilitado el desarrollo de nuevas estrategias para aumentar la producción y mejorar la calidad de los productos agrícolas.

Relación de la Fisiología Vegetal con otras ciencias. Ciencias básicas: Física, Biología Molecular, Biología Celular, Genética, Taxonomía, Filogenia, Ecología. La Física en la base de la Ciencia moderna y su reflejo en la Fisiología. El método científico y sus aplicaciones en: Agricultura, Floricultura, Horticultura, Fisiología post-cosecha, Producción de fármacos, Producción forestal, Acuicultura, Impacto ambiental.

Importancia de las plantas: El 95% de toda la biomasa terrestre es vegetal. La actividad biosintética de las plantas mantiene, además de a ellas mismas, a, esencialmente, todas las otras formas de vida sobre la Tierra. La especie humana depende de las plantas como fuente de alimentos y de materias primas para la industria. La mayor parte de los combustibles proceden de la actividad fotosintética (pasada y actual) de las plantas. El hombre descubrió que a través de la fotosíntesis vegetal se origina y renueva el oxígeno atmosférico del que dependen muchos organismos.

Esta obra tiene la finalidad de presentar de forma objetiva los principales tópicos de la fisiología vegetal, y el texto podrá ser utilizado por académicos de las siguientes áreas: Ciencias Agropecuaria, agroindustriales y ambientales, está dividida en cuatro partes teóricas fundamentales para el entendimiento del funcionamiento de las plantas, abordando en la primera parte temas como: estructura y función vegetal, relaciones hídricas, transporte de sustancias orgánicas.

## ESTRUCTURA Y FUNCIÓN VEGETAL: CÉLULAS, TEJIDOS Y ÓRGANOS

El reino vegetal puede considerarse como la cuna de toda la evolución posterior y la gran diversidad de especies que pueblan y han existido en otras eras. Sin los vegetales la vida sería imposible en la tierra, existe cientos de miles de especies que pueblan la tierra, desde una simple hierba, un frutal nativo a una majestuosa especie forestal como la lupuna amazónica peruana (*Chorisia insignis* HBK, Familia: Bombacaceae), (*Ceiba pentandra* (L) Gaertner).

El siglo XVII, con el descubrimiento del microscopio, marca el inicio del desarrollo de la anatomía y fisiología vegetal, íntimamente ligado al italiano Marcelo Malpighi (1628-1624).

Las células vegetales pueden distinguirse por la forma, espesor y constitución de la pared como también por el contenido. El ser humano utiliza la diversidad celular; consumimos los almidones y proteínas almacenados en sus tejidos de reserva, usamos los pelos de la semilla del algodón (*Gossipium hirsutum*) así como las fibras del tallo del lino (*Linum ussitisimum*) para vestirnos; aun cuando las células están muertas, como en el leño, lo utilizamos para construcciones y para hacer papel. Se destaca la fotosíntesis como fuente de energía y producción de oxígeno que respiramos. En las plantas las flores, semillas, hojas y tallos como alimento para los animales y humanos, también como materia prima para los vestidos, medicina, madera, además de protección del medio ambiente, entre otros beneficios.

Las células en las plantas al igual que cualquier ser vivo, crecen, y desarrollan distintas estructuras, e interactúan influenciadas por factores genéticos, nutricionales, hormonales y ambientales.

### LA CÉLULA VEGETAL

La célula es la unidad anatómica y fisiológica componente fundamental de todo ser vivo animal o vegetal (Concepto clásico).

Concepto moderno: a) microscopía óptica, pequeños sacos o compartimientos rodeados de membranas y llenos de una solución acuosa, que contiene en su interior el núcleo y otros organoides, los cuales se encuentran suspendidos en una fase dispersante, líquida, más o menos viscosa que es el citoplasma; b) microscopía electrónica, saco que contienen en su interior un intrincado laberinto de membranas, formado por el retículo endoplasmático y el aparato de Golgi, más organoides de definida individualidad y estructura, como las mitocondrias, pastos, centríolos, etc., los cuales poseen un dinamismo propio dentro del trabajo armónico que cada célula realiza.

Todos los organismos vivos están compuestos por células. El inglés, Robert Hooke en 1665, realizó cortes finos de una muestra de corcho y observó usando un microscopio rudimentario unos pequeños compartimientos, que no eran más que las paredes celulares de esas células muertas y las llamó células (del latín *cellula*, que significa *habitación pequeña*); ya que éste tejido le recordaba las celdas pequeñas que habitaban los monjes de aquella época. No

fue sino hasta el siglo XIX, que dos científicos alemanes el botánico Matthias Jakob Schleiden y el zoólogo Theodor Schwann, enunciaron en 1839 la primera teoría celular: " Todas las plantas y animales están compuestos por grupos de células y éstas son la unidad básica de todos los organismos vivos". Esta teoría fue completada en 1855, por Rudolph Virchow, quien estableció que las células nuevas se formaban a partir de células preexistentes (omni cellula e cellula). En otras palabras las células no se pueden formar por generación espontánea a partir de materia inerte.

En la frontera de lo viviente, se han descubierto seres aún más pequeños: los virus, que crecen y se reproducen solamente cuando parasitan otra célula. Podemos afirmar que, no hay vida sin célula. Al igual que un edificio, las células son los bloques de construcción de un organismo. La célula es la unidad más pequeña de materia viva, capaz de llevar a cabo todas las actividades necesarias para el mantenimiento de la vida.

### **La teoría celular actualmente se puede resumir de la siguiente forma:**

1. Todos los organismos vivos están formados por células y productos celulares.
2. Sólo se forman células nuevas a partir de células preexistentes.
3. La información genética que se necesita durante la vida de las células y la que se requiere para la producción de nuevas células se transmite de una generación a la siguiente.
4. Las reacciones químicas de un organismo, esto es su metabolismo, tienen lugar en las células.

## **CÉLULAS EUCARIÓTICAS Y PROCARIÓTICAS**

En el mundo viviente se encuentran básicamente dos tipos de células: las procarióticas y las eucarióticas. Las células procarióticas (del griego pro, antes de; karyon, núcleo) carecen de un núcleo bien definido. Todas las otras células del mundo animal y vegetal, contienen un núcleo rodeado por una doble membrana y se conocen como eucarióticas (del griego eu, verdadero y karyon, núcleo). En las células eucarióticas, el material genético ADN, está incluido en un núcleo distinto, rodeado por una membrana nuclear. Estas células presentan también varios organelos limitados por membranas que dividen el citoplasma celular en varios compartimientos, como son los cloroplastos, las mitocondrias, el retículo endoplasmático, el aparato de Golgi, vacuolas, etc.

### **CÉLULAS PROCARIÓTICAS**

Los organismos procariotes son unicelulares y pertenecen al grupo de las Moneras, que incluyen las bacterias y cianobacterias (algas verde-azules). El ADN de las células procarióticas está confinado a una o más regiones nucleares, que se denominan nucleoides, que se encuentran rodeados por citoplasma, pero carecen de membrana. En las bacterias, el nucleoide está formado por un pedazo de ADN circular de aproximadamente 1mm de largo,

torcido en espiral, que constituye el material genético esencial. Las células procarióticas son las más primitivas de la tierra, hicieron su aparición en los océanos hace aproximadamente 3,5 millones de años; mientras que las células eucarióticas fósiles tienen menos de un millar de años.

Las células procarióticas son relativamente pequeñas, nunca tienen más de algunas micras de largo y no más de una micra de grosor. Las algas verde-azules son generalmente más grandes que las células bacterianas. Así mismo, todas las algas verde-azules realizan la fotosíntesis con la clorofila a, que no se encuentra en las bacterias, y mediante vías metabólicas comunes a las plantas y algas, pero no a las bacterias.

Un gran número de células procarióticas, están rodeadas por paredes celulares, que carecen de celulosa, lo que las hace diferentes de las paredes celulares de las plantas superiores.

En la parte interna de la pared celular, se encuentra la membrana plasmática o plasmalemma, la cual puede ser lisa o puede tener invaginaciones, llamados mesosomas, donde se llevan a cabo las reacciones de transformación de energía (fotosíntesis y respiración). En el citoplasma, se encuentran cuerpos pequeños, esféricos, los ribosomas, donde se realiza la síntesis de proteínas. Así mismo, el citoplasma de las células procarióticas más complejas puede contener también vacuolas (estructuras en forma de saco), vesículas (pequeñas vacuolas) y depósitos de reserva de azúcares complejos o materiales inorgánicos. En algunas algas verde-azules las vacuolas están llenas con nitrógeno gaseoso.

Muchas bacterias son capaces de moverse rápidamente gracias a la presencia de flagelos.

## **CÉLULAS EUCARIOTICAS: CÉLULAS VEGETALES Y ANIMALES**

Tanto las células de las plantas como las de los animales son eucarióticas, sin embargo presentan algunas diferencias:

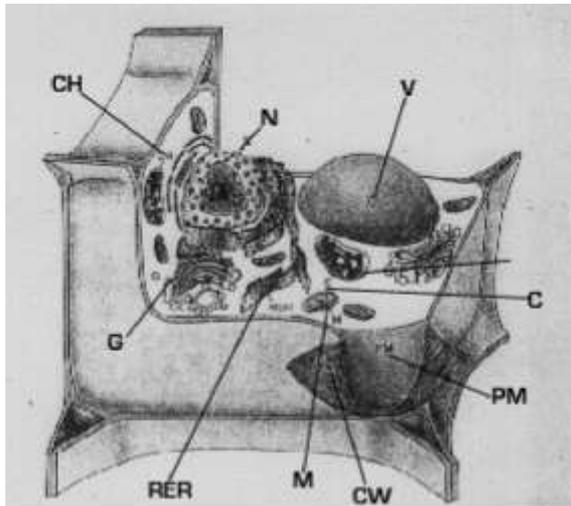
1. Las células vegetales presentan una pared celular celulósica, rígida que evita cambios de forma y posición. Y los animales no poseen pared celular.
2. Las células vegetales contienen plastidios, estructuras rodeadas por membrana, que sintetizan y almacenan alimentos. Los más comunes son los cloroplastos. Las células animales carecen de cloroplasto.
3. Casi todas las células vegetales poseen vacuolas, que tienen la función de transportar y almacenar nutrientes, agua y productos de desecho. También los hay en las células animales.
4. Las células vegetales complejas, carecen de ciertos organelos, como los centriolos y los lisosomas que poseen las células animales.

Las plantas son organismos multicelulares formados por millones de células con funciones especializadas. Sin embargo, todas las células poseen una

organización común: tienen un núcleo, un citoplasma y organelos subcelulares; los cuales se encuentran rodeados por una membrana que establece sus límites. Así como una pared celular que rodea el protoplasto (núcleo + citoplasma con sus inclusiones).

## LAS CÉLULAS VEGETALES

Una serie de características diferencian a las células vegetales:



CW: Pared Celular  
 PM: Mambрана Plasmática  
 C: Citosol  
 N: Núcleo  
 Ch: Cloroplasto  
 M: Mitocondria  
 RER: Reticulo endoplasmático rugoso.  
 G: Aparato de Golgi  
 V: Vacuola

Figura 1.- tomada de Northington & Schneider (1996).

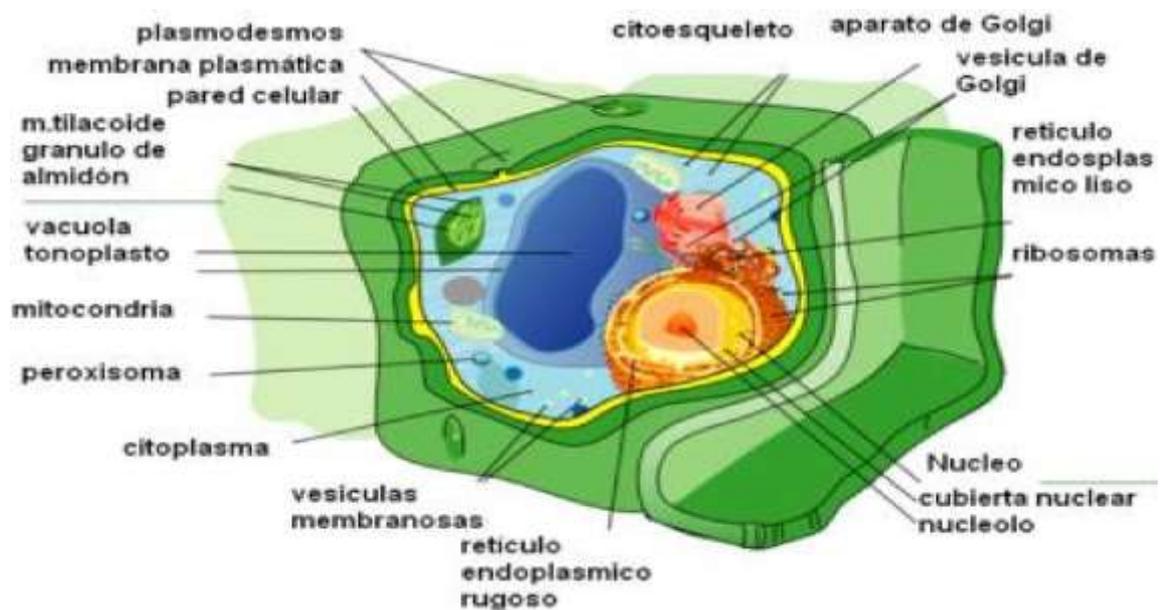
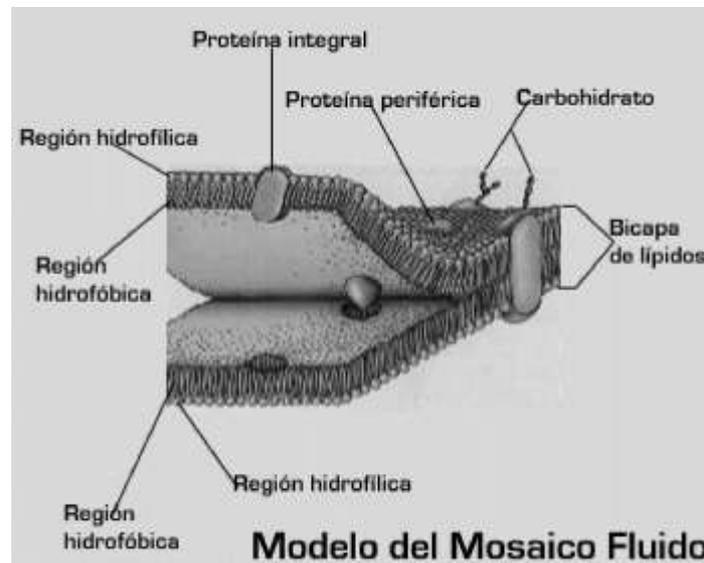


Figura 2.- Célula vegetal y sus partes

**Membrana Plasmática.-** La membrana celular o plasmática o plasmalemma es una estructura laminar que engloba a las células, define sus límites y contribuye a mantener el equilibrio entre el interior y el exterior de éstas. La principal característica de esta barrera es su permeabilidad selectiva, lo que le permite seleccionar las moléculas que deben entrar y salir de la célula. De esta forma se mantiene estable el medio intracelular.



**Figura 3.- tomada de Northington & Schneider (1996)**

La membrana plasmática de las células vegetales consiste de proteínas inmersas en una bicapa de lípidos.

La membrana plasmática, tanto de las células procarióticas como eucarióticas, son básicamente similares. En ambos casos, regula el flujo de sustancias disueltas hacia adentro y hacia afuera de la célula. La ósmosis, que funciona debido a que el agua pasa a través de las membranas más rápido que los solutos, regula el flujo de agua.

Las membranas plasmáticas tienen aproximadamente 50% de fosfolípidos y 50% de proteínas. La estructura en tres capas de las membranas celulares, consiste de una doble capa de fosfolípidos, con los grupos hidrófobos (no afines al agua) mirando hacia el centro y los grupos hidrofílicos (afines al agua) orientados hacia las partes externas de la bicapa lipídica. Las moléculas de proteínas, flotan en la bicapa lipídica, con sus terminaciones hidrofílicas penetrando en ambas superficies de la membrana, lo que se conoce como el modelo de mosaico fluido, propuesto por Singer y Nicolson (1972). Se sabe que en las membranas existen dos tipos de proteínas: las proteínas integrales (intrínsecas) y las proteínas periféricas (extrínsecas).

Cuando se estudia la membrana plasmática mediante el microscopio electrónico, después de haber sido apropiadamente fijada con tetróxido de osmio, las capas de proteínas se observan como dos líneas densas (oscuras), con un espacio claro entre ellas. Las líneas oscuras tienen un espesor de

aproximadamente 2,5 a 3,5 nm y la línea clara tiene aproximadamente 3,5 nm, para un grosor de aproximadamente 10 nm o 100 Å la que se conoce como la unidad de membrana. Esto no significa que todas las membranas sean iguales; ya que ellas pueden presentar diferentes características de permeabilidad. El hecho de que una sustancia pueda atravesar la membrana de un cloroplasto, no significa que lo pueda hacer también a través de una membrana mitocondrial. Las membranas poseen la propiedad de ser selectivas, lo que indica que cada tipo de membrana tiene características moleculares particulares, que les permite funcionar bajo sus propias condiciones. Todas las membranas biológicas que rodean las células, núcleos, vacuolas, mitocondrias, cloroplastos y otros organelos celulares son selectivamente permeables. Las membranas son muy permeables a las moléculas de agua y ciertos gases, incluyendo el oxígeno y el dióxido de carbono; mientras que otras moléculas pueden tener problemas para atravesar las membranas, debido a su tamaño, polaridad y solubilidad en lípidos. Los iones y las moléculas polares (con carga eléctrica), tienden a moverse a través de la parte proteica de la membrana. Muchas sustancias se mueven mediante difusión simple, por un proceso de transporte pasivo, de zonas de mayor a menor concentración. Sin embargo, en los seres bióticos muchas sustancias atraviesan la membrana mediante transporte activo, moviéndose en contra de un gradiente de concentración, y con la utilización de energía metabólica por la célula, en forma de ATP (adenosin trifosfato), el cual es aportado por la respiración.

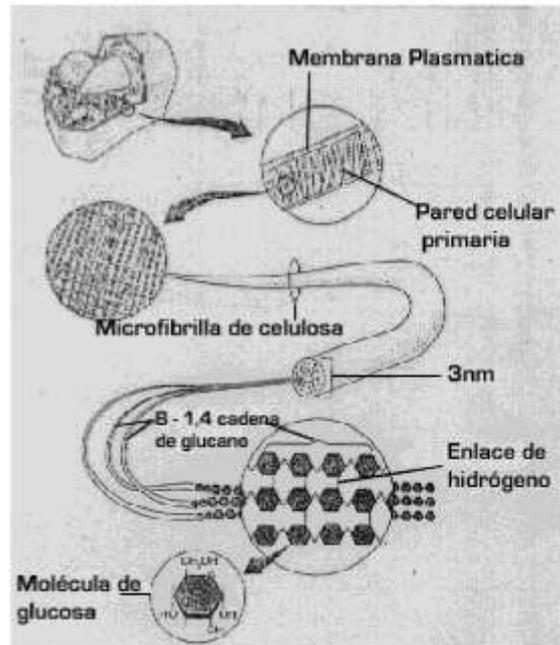
**Pared Celular.**- La pared celular vegetal es un órgano complejo que, aparte de dar soporte y estructura a los tejidos vegetales, tiene la capacidad de condicionar el desarrollo de las células.

Pared celular es tal vez la característica más distintiva de las células vegetales. Le confiere la forma a la célula, cubriéndola a modo de exoesqueleto, le da la textura a cada tejido, siendo el componente que le otorga protección y sostén a la planta.

Aunque las células vegetales y animales son muy parecidas, las células vegetales tienen una pared rígida de celulosa, que le brinda protección, sin impedir la difusión de agua y iones desde el medio ambiente hacia la membrana plasmática, que es la verdadera barrera de permeabilidad de la célula. **Una pared celular primaria típica**, de una dicotiledónea está formada por 25-30% de *celulosa*, 15-25% de *hemicelulosa*, 35% de *pectina* y 5-10% de *proteínas (extensinas y lectinas)*, en base al peso seco. La constitución molecular y estructural precisa de la pared celular, depende del tipo de célula, tejido y especie vegetal.

La pared primaria es delgada (de 1 a 3 micras de grosor) y se forma cuando la célula crece, ejemplo de esta la tenemos en células jóvenes en crecimiento, en el tejido parenquimático, en el clorénquima, epidermis, etc.

La membrana celular está fuertemente adherida a la pared celular, debido a la presión de turgencia provocada por los fluidos intracelulares. Literalmente podemos decir que las células se encuentran abombadas, empujándose entre ellas; en otras palabras se encuentran infladas por una presión hidrostática.



**Figura 4.- tomada de Taiz & Zeiger (1991)**

Las Microfibrillas de celulosa de la pared celular están compuestas de cadenas cristalinas de B-1,4 cadenas de glucanos, mantenidas unidas por *enlaces de hidrógeno*.p

Las macromoléculas de celulosa, en la pared celular está formada por unidades de glucosa (un azúcar de 6 carbonos) enlazadas covalentemente, formando una estructura en forma de cinta aplanada, que puede tener de 0,25 a 5 micras de largo. Entre 40 a 70 de estas cadenas se mantienen unidas mediante enlaces de hidrógeno, entre los grupos OH de los residuos de glucosa, formando una estructura cristalina llamada *microfibrilla*, que tiene aproximadamente 3nm de diámetro. La celulosa es muy estable químicamente e insoluble. **Las microfibrillas** tienen una alta fuerza tensional, que actúa reforzando la pared. Grupos de microfibrillas se disponen como los alambres en un cable, formando microfibrillas. **Las microfibrillas** son los componentes más importantes de la pared celular y se mantienen unidas mediante otros componentes de la pared celular, como son las macromoléculas de hemicelulosa y pectina. Estas sustancias pegan toda la estructura, en capas de fibras. Las primeras microfibrillas que se depositan en la pared celular, forman una red con disposición transversal. Pero, cuando la presión de turgencia produce la extensión celular y la pared crece en área superficial, la otra capa de microfibrillas se deposita paralelamente, al eje longitudinal de la célula. El efecto final es una apariencia entramada de varias capas.

Dos células adyacentes se mantienen unidas mediante **la lámina media**, la que se encuentra formada principalmente por *sustancias pecticas*, que cementan las paredes primarias, a ambos lados de la lámina media. Nosotros

podemos extraer la pectina de frutos verdes, como por Ej. el mango y hacer jalea.

En muchas plantas posteriormente se puede depositar una pared celular secundaria, que imparte rigidez y fortaleza al tejido, sí se deposita *lignina*. Por ejemplo los troncos de los árboles, tienen células con gruesas paredes celulares secundarias.

Las plantas multicelulares, se conectan a través de pequeñas perforaciones que comunican las células adyacentes, denominadas *campos de punteaduras primarias*, a través de los cuales pasan cordones citoplasmáticos denominados plasmodesmos. Apesar de que son muy pequeños para que lo atraviesen organelos celulares, sin embargo las conexiones citoplasmáticas permiten la transferencia de sustancias de una célula a otra. La membrana plasmática es continua y se extiende de una célula a la otra a través de los plasmodesmos, constituyendo lo que se conoce como simplasto; mientras que el conjunto de las paredes celulares de un tejido, más los espacios intercelulares, se denomina apoplasto. La pared celular es muy permeable a diferentes sustancias, permitiendo el paso de agua y solutos; aunque la verdadera barrera que controla la permeabilidad, al igual que en las células animales, es la membrana plasmática o plasmalemma.

Su principal componente estructural es la celulosa, entre un 20-40%. La celulosa es el compuesto orgánico más abundante en la tierra, está formado por monómeros de glucosa unidos de manera lineal. Miles de moléculas de glucosa dispuesta de manera lineal se disponen paralelas entre sí y se unen por puentes hidrógeno formando microfibrillas, de 10 a 25 m $\mu$  de espesor. Este tipo de unión ( $\beta$ 1-4) entre las unidades de glucosa es lo que hace que la celulosa sea muy difícil de hidrolizar.

Solamente algunas bacterias, hongos y protozoos pueden degradarla, ya que tienen el sistema de enzimas necesario. Los herbívoros, rumiantes (vaca), e insectos como termitas, cucarachas y el pez de plata (*Lepisma sacharina*) la utilizan como fuente de energía solamente porque tienen en su tracto digestivo los microorganismos que sí pueden degradarla. Para nosotros (los seres humanos) los vegetales al comerlos solo "pasan" por nuestro tracto digestivo como "fibra", sin modificaciones.

Las microfibrillas se combinan con las hemicelulosas, compuestos producidos por los *dictiosomas*, estas se unen químicamente a la celulosa formando una estructura llamada macrofibrillas de hasta medio millón de moléculas de celulosa en corte transversal. Esta estructura es tan sólida como la del concreto reforzado. La hemicelulosa y la pectina contribuyen a unir las microfibrillas de celulosa, al ser altamente hidrófilas, **contribuyen a mantener la hidratación de las paredes jóvenes**. Entre las sustancias que se incrustan en la pared se encuentra la lignina, molécula compleja que le **otorga rigidez**. Otras sustancias incrustantes como la cutina y suberina **tornan impermeables las paredes celulares**, especialmente aquellas expuestas al aire y la banda de *Caspary de la raíz*.

En la pared celular se puede reconocer como pared primaria y pared secundaria, difieren en la ordenación de las fibrillas de celulosa y en la proporción de sus constituyentes.

Durante la división celular las dos células hijas quedan unidas por la lámina media, a partir de la cual se forma inicialmente la pared primaria, cuyas microfibrillas se depositan de manera desordenada.

La pared primaria se encuentra en células jóvenes y áreas en activo crecimiento, por ser relativamente fina y flexible, en parte por presencia de sustancias pépticas y por la disposición desordenada de las microfibrillas de celulosa. *Las células que poseen este tipo de pared tienen la capacidad de volver a dividirse por mitosis.* Ciertas zonas de la pared son más delgadas formando campos primarios de puntuaciones donde plasmodesmos comunican dos células contiguas.

**La pared secundaria aparece sobre las paredes primarias**, hacia el interior de la célula, se forma cuando la célula ha detenido su crecimiento y elongación. Se la encuentra en células asociadas al sostén y conducción, el protoplasma de estas células generalmente muere a la madurez.

**La laminilla media** está formada por sustancias pépticas y es difícil de observar con microscopio óptico, es la capa que mantiene unidas las células. Algunos tejidos, como el parénquima de algunos frutos (manzana) son particularmente ricos en sustancias pépticas, por lo que son usadas como espesantes para preparar jaleas y mermeladas.

**Comunicaciones Intercelulares:** otra característica de las células vegetales es la presencia de puentes citoplasmáticos denominados plasmodesmos, usualmente de 40 m $\mu$  de diámetro. Éstos permiten la circulación del agua y solutos entre las células.

**Plasmodesmo.-** Se llama plasmodesmo a cada una de las unidades continuas de citoplasma que pueden atravesar las paredes celulares, manteniendo interconectadas las células continuas en organismos pluricelulares en los que existe pared celular, como las plantas o los hongos. Permiten la circulación directa de las sustancias del citoplasma entre célula y célula comunicándolas, atravesando las dos paredes adyacentes a través de perforaciones acopladas, que se denominan *poros* cuando sólo hay pared primaria, y *punteaduras* si además se ha desarrollado la pared secundaria.

**El protoplasto.-** El contenido del protoplasto, se puede dividir en tres partes fundamentales: citoplasma, núcleo y vacuola(s); así mismo se encuentran sustancias ergásticas y órganos de locomoción.

Todas las células eucarióticas, al menos cuando jóvenes poseen un núcleo; el cual puede desaparecer en los tubos cribosos y en otras células vegetales, en la medida que maduran. El protoplasto se encuentra ausente en los elementos xilemáticos maduros (vasos y traqueidas). La presencia de vacuolas y sustancias ergásticas, es una característica de las células de hongos y de las plantas.

**El citoplasma** (plasma fundamental), tiene una consistencia viscosa y está compuesto de una mezcla heterogénea de proteínas (enzimas) y es el lugar donde ocurren importantes reacciones metabólicas, como la glucólisis. Debido a su naturaleza coloidal, el citoplasma sufre cambios de estado, puede pasar de sol (fluido) a gel (parecido a la gelatina). **El citosol**, es la matriz fluida en la que los organelos se encuentran suspendidos, está organizado en una red tridimensional de proteínas fibrosas, llamadas citoesqueleto. El citoesqueleto es mucho más organizado, que la sopa clara que nos podemos imaginar.

Del citoplasma su función es albergar los orgánulos celulares y contribuir al movimiento de los mismos.

Los elementos del **citoesqueleto** son: los microtúbulos y los microfilamentos. Los microtúbulos son filamentos cilíndricos, huecos que tienen un diámetro externo de 25nm y varias micras de longitud. Las paredes de los microtúbulos, estan formadas por filamentos protéicos lineares o en espiral de aproximadamente 5nm de diámetro y estos están compuestas de 13 subunidades. En el centro de un microtúbulo se encuentra un lumen (área vacía); sin embargo se pueden observar bastones o puntos. Los microtúbulos están compuestos por moléculas esféricas de una proteína llamada tubulina. Los microtúbulos pueden formarse o descomponerse rápidamente a conveniencia, y se encuentran formando parte de estructuras celulares que facilitan el movimiento, como el huso mitótico y los flagelos. La colquicina, un alcaloide del cólquico (*Colchicum autumnale*), destruye la organización de los microtúbulos, impidiendo la formación del huso acromático durante la mitosis celular. Por lo que la colquicina se ha utilizado en genética, en la obtención de células poliploides.

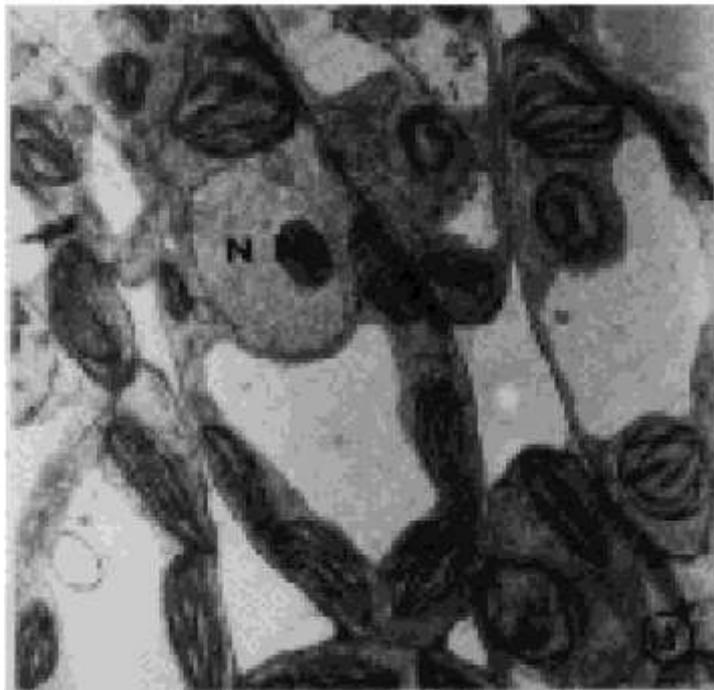
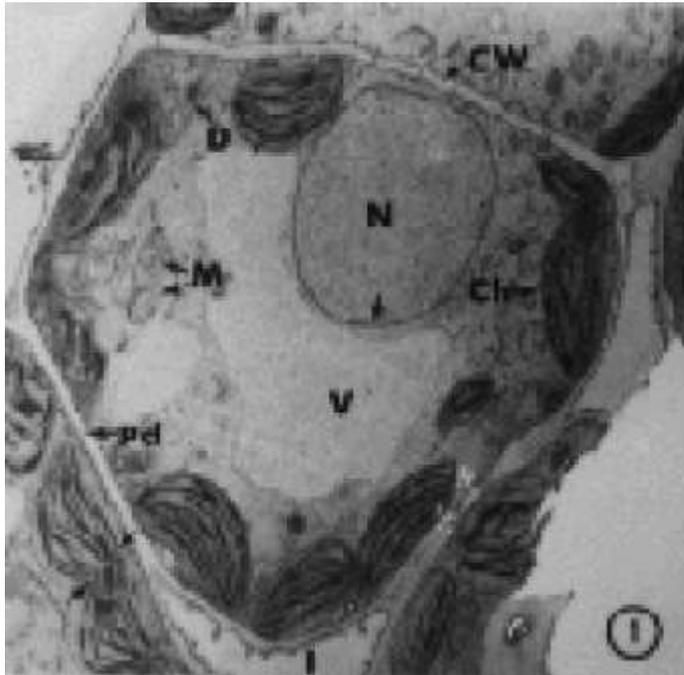


Figura 5.- Célula fijada con MnO4



**D: Golgi**  
**pd: Plasmodesmos**  
**CW: Pared Celular**  
**N: Núcleo**  
**V: Vacuola**  
**Ch: Cloroplasto**  
**M: Mitocondria**  
**I: Espacio Intercelular**  
**Nu: Nucléolo**

**Figura 6.- Célula fijada con OsO<sub>4</sub>**

**Plastos.-** Los plastos, plástidos o plastidios son orgánulos celulares eucarióticos, propios de las plantas y algas. Su principal función es la producción y almacenamiento de importantes compuestos químicos usados por la célula. Usualmente, contienen pigmentos utilizados en la fotosíntesis, aunque el tipo de pigmento y la proporción presente pueden variar, determinando el color de la célula.

Además del núcleo y las vacuolas, los plastidios constituyen los organelos más conspicuos de una célula vegetal. Los plastidios están rodeados por una doble membrana, con una estructura interna constituida por un sistema de membranas, separadas por una matriz de naturaleza proteíca llamada estroma. Los plastidios tienen ADN (DNA) con una estructura similar al encontrado en células procarióticas, así como ribosomas, embebidos en el estroma.

Todos los plastidios se desarrollan a partir de proplastidios, que son cuerpos pequeños encontrados en plantas que crecen tanto en la luz como en la oscuridad. **Se dividen por fisión o bipartición**, como lo hacen las mitocondrias y los organismos procariotes. Los plastidios incoloros se conocen como leucoplastos, contienen enzimas responsables de la síntesis del almidón. Los leucoplastos mejor conocidos son los amiloplastos, que almacenan granos de almidón, como los encontrados en la raíz de la yuca, el tubérculo de la papa, en granos de cereales, etc. Otros leucoplastos pueden almacenar proteínas, se conocen como proteinoplastos. Los cromoplastos son organelos coloreados, especializados en sintetizar y almacenar pigmentos carotenoides (rojo, anaranjado y amarillo), estos son el origen de los colores de muchos frutos, flores y hojas, por [ej. la](#) piel del tomate, la raíz de zanahoria, etc. Los

cromoplastos se originan a partir de cloroplastos jóvenes o de cloroplastos maduros, por división.

**Cloroplasto.-** son orgánulos en los organismos eucariontes rodeados por dos membranas, contienen vesículas, los *tilacoides*, donde se encuentran organizados los pigmentos y demás moléculas que atrapan la energía electromagnética derivada de la luz solar y la convierten en energía química mediante la fotosíntesis, utilizando después dicha energía para sintetizar azúcares a partir del CO<sub>2</sub> atmosférico.

Los cloroplastos son plastidios que contienen los pigmentos verdes clorofila a y b, así como carotenoides de color anaranjado y xantofilas amarillas, son característicos de los seres fotoautótrofos, que poseen la maquinaria enzimática para transformar la energía solar en energía química, a través de la fotosíntesis. Los cloroplastos son característicos de las células del mesófilo foliar, poseen una doble membrana que los asemeja a las mitocondrias.

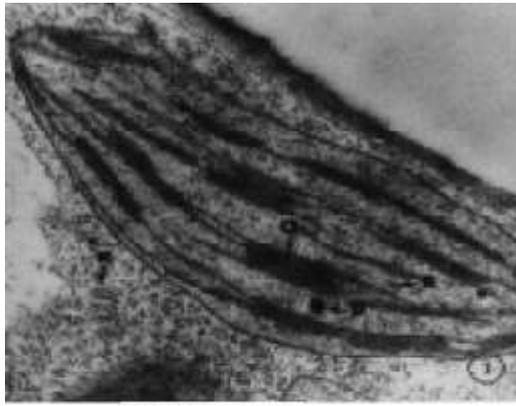
Tienen una membrana externa y otra interna, el espacio delimitado por la membrana interna está ocupado por un material amorfo, parecido a un gel, rico en enzimas, denominado estroma. Contiene las enzimas que realizan la fijación o reducción del CO<sub>2</sub>, convirtiéndolo en carbohidratos, como el almidón.

La membrana interna de los cloroplastos también engloba un tercer sistema de membranas, que consta de sacos planos llamados tilacoides, en los cuales la energía luminosa se utiliza para oxidar el agua y formar ATP (compuesto rico en energía) y NADPH (poder reductor), usados en el estroma para convertir el CO<sub>2</sub> en carbohidratos. En ciertas partes de los cloroplastos, los tilacoides se disponen como monedas apiladas, denominados *grana*, pero en el estroma permanecen aislados.

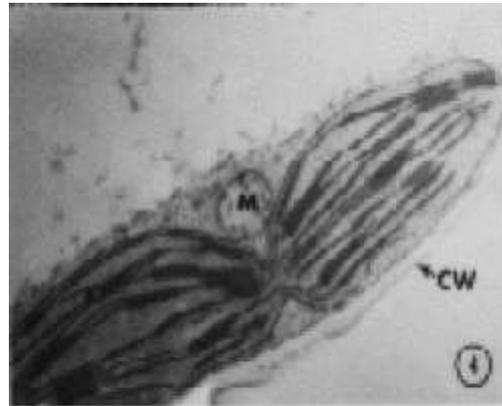
Los cloroplastos tienen forma elíptica, con un diámetro de 5 a 10 µm y su número puede variar de 20 a 100 por célula vegetal. Durante la ciclosis se mueven libremente en el citoplasma. Ellos responden directamente a la energía solar, para llevar a cabo la fotosíntesis, orientándose perpendicularmente a los rayos de luz; sin embargo sí la energía lumínica es muy fuerte, se disponen de tal forma que la radiación incida oblicuamente, recibiendo menos luz.

Los cloroplastos se originan a partir de proplastidios, reacción ésta que es disparada por la luz, que provoca la diferenciación del plastidio, apareciendo los pigmentos y la proliferación de membranas, que origina los tilacoides y grana. Así mismo, en el estroma del cloroplasto se encuentran pequeños pedazos circulares de ADN, dispuestos en doble hélice; parecidos al ADN de las mitocondrias y bacterias.

**El ADN del cloroplasto** regula la síntesis del ARN ribosomal, del ARN de transferencia y de la Ribulosa 1,5 difosfato carboxilasa-oxigenasa (RUBISCO), enzima que cataliza la fijación del CO<sub>2</sub> en la fotosíntesis. Sin embargo, la mayoría de las proteínas del cloroplasto, son sintetizadas en el citosol y transportadas al cloroplasto.

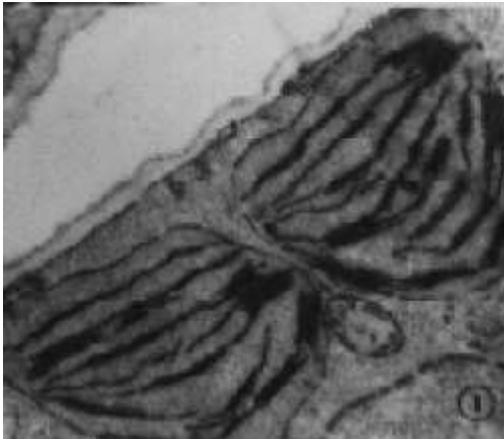


G: grana  
P: Glóbulo de grasa



CW: Pared celular  
M: Mitocondria

Fig. 7.- Cloroplasto con abundante grana Fig. 8.- Cloroplasto en división



S: Almidón

Fig. 9.- Cloroplasto después de división Fig. 10.- Cloroplasto con almidón

**Leucoplasto.-** son plastidios que almacenan sustancias incoloras o poco coloreadas. De acuerdo a la principal sustancia de reserva son clasificados en amiloplastos, oleoplastos, y proteinoplastos.

Estos plastos son incoloros y se localizan en las células vegetales de órganos no expuestos a la luz, tales como raíces, tubérculos, semillas y órganos que almacenan almidón.

**Cromoplasto.-** son un tipo de plastos, orgánulos propios de la célula vegetal, que almacenan los pigmentos a los que se deben los colores, anaranjados o rojos, de flores, raíces o frutos. Cuando son rojos se denominan rodoplastos. Los cromoplastos que sintetizan la clorofila reciben el nombre de *cloroplastos*. Las plantas terrestres son básicamente verdes; en las Angiospermas aparece un cambio evolutivo llamativo, la aparición de los cromoplastos, con la propiedad de almacenar grandes cantidades de pigmentos *carotenoides*, los

pigmentos como *carotina* (amarillo o anaranjado), *licopina* (rojo), *xantofila* (amarillento).

Las mitocondrias y plastidios se encuentran rodeados por una doble membrana, que se parece al sistema de endomembranas; aunque estos organelos se autoduplican, por lo que no están relacionados al sistema de endomembranas. Así mismo, los ribosomas, los microtúbulos y los microfilamentos, no forman parte del sistema de endomembranas.

**Vacuola**.- son compartimentos cerrados que contienen diferentes fluidos, tales como agua o enzimas, aunque en algunos casos puede contener sólidos. Las vacuolas que se encuentran en las células vegetales son regiones rodeadas de una membrana *tonoplasto* o "membrana vacuolar" y llenas de un líquido muy particular llamado "jugo celular". Satisface el consumo de nitrógeno del citoplasma, consigue una gran superficie de contacto entre la fina capa del citoplasma y su entorno.

**Vacuola central**: es una gran vacuola en la región central, es exclusiva de los vegetales, constituye el depósito de agua y de varias sustancias químicas, tanto de desecho como de almacenamiento. La presión ejercida por el agua de la vacuola se denomina presión de turgencia y contribuye a mantener la rigidez de la célula, por lo que el citoplasma y núcleo de una célula vegetal adulta se presentan adosados a las paredes celulares. La pérdida del agua resulta en el fenómeno denominado plasmólisis, por el cual la membrana plasmática se separa de la pared y condensa en citoplasma en centro del lumen celular.

Son organelos característicos de las células vegetales, rodeados por una membrana denominada **tonoplasto**, que controla el transporte de solutos hacia adentro y hacia afuera de la vacuola; regulando el potencial hídrico de la célula a través de la osmosis. La vacuola contiene iones inorgánicos, ácidos orgánicos, azúcares, enzimas, cristales de oxalato de calcio, y una variedad de metabolitos secundarios (alcaloides, taninos), que frecuentemente juegan un papel en la defensa de las plantas. Algunas vacuolas tienen altas concentraciones de pigmentos, hidrosolubles, que le dan la coloración a muchas flores, hojas y a la raíz de remolacha.

Los colorantes vacuolares, de hojas y flores *sirven para atraer los insectos que transportan el polen y, en parte funcionan como pigmentos protectores del exceso de radiación*. Las vacuolas pueden almacenar proteínas, especialmente en legumbres y cereales, es importante señalar los granos de aleurona, en las células de la capa de aleurona de los cereales (trigo, cebada) o en los cotiledones de semillas de leguminosas (caraota, arveja, lenteja). Al germinar las semillas, las proteínas son hidrolizadas y los aminoácidos transferidos al embrión en crecimiento.

Algunas vacuolas almacenan grasas como oleosomas o cuerpos grasos, p.ej. el endosperma del *Ricinus communis* (aceite de ricino). Las vacuolas son ricas en enzimas hidrolíticas, como proteasas, ribonucleasas, y glicosidasas, que cuando se liberan en el citosol, participan en la degradación celular durante la senescencia. Las vacuolas tienen un pH más ácido que el citosol, cualquier exceso de iones de hidrógeno en el citosol es bombeado hacia la vacuola,

manteniéndose la constancia del pH citosólico. En vista de la cantidad de sustancias que se acumulan en la vacuola, se ha pensado de ellas por mucho tiempo, que son como el botadero de productos de desechos celulares (sustancias ergásticas).

Las vacuolas se originan a partir de pequeñas vacuolas en células, jóvenes, meristemáticas del ápice del tallo o de la raíz, las que crecen con la célula, absorbiendo agua por osmosis y uniéndose unas con otras, hasta que se forman grandes vacuolas. Las pequeñas vacuolas o provacuolas parecen formarse a partir del aparato de Golgi o del retículo endoplasmático.

**Aparato de Golgi.**- es un organelo (orgánulo) presente en todas las células eucariotas excepto las células epidérmicas. Pertenece al sistema de endomembranas del citoplasma celular, cuya función es completar la fabricación de algunas proteínas.

En el citoplasma se encuentra un sistema de endomembranas, que incluye al retículo endoplasmático, **el aparato de Golgi**, la envoltura nuclear y otros organelos celulares y membranas (tales como los microcuerpos, esferosomas y membrana vacuolar), que tienen sus orígenes en el retículo endoplasmático o en el aparato de Golgi. La membrana celular que ya la hemos estudiado, se considera como una entidad separada; aunque su crecimiento se debe a la adición de vesículas por el aparato de Golgi.

Complejos de Golgi o aparato de Golgi está relacionado con el RE; éste sistema de membranas está compuesto por conjuntos de sacos de Golgi, aplanados y llenos de fluido. Se observan como membranas aplanadas, parecidas a una pila de cachapas (torta de maíz). En los extremos de estas membranas aplanadas o cisternas, se pueden observar vesículas que contienen las macromoléculas que se usan para la construcción de las membranas y la pared celular. Tanto los polisacáridos hemicelulosa y pectina, como la proteína de la pared celular (extensina) son sintetizados y procesados en el interior de las vesículas de secreción del aparato de Golgi o dictiosoma. Cada aparato de Golgi tiene 4 a 6 cisternas con una separación de 10nm; no obstante algunas algas pueden tener de 20 a 30. El aparato de Golgi puede tener otras funciones además de contribuir al crecimiento del plasmalema y transporte de material a la pared celular, como es la de segregar mucilago en la parte externa de la punta de la raíz, que actúa como un lubricante permitiendo su movimiento entre las partículas del suelo. El aparato de Golgi es abundante en muchas células secretoras. Los dictiosomas no son estructuras permanentes y en caso de necesidad se forman de novo por el retículo endoplasmático.

**Ribosomas.**- son complejos supramoleculares encargados de sintetizar proteínas a partir de la información genética que les llega del ADN transcrita en forma de ARN mensajero.

Los ribosomas, observados en una micrografía electrónica a bajo aumento, aparecen como puntos negros, redondos sobre el RE, pero a altos aumentos se observa que están formados por un cuerpo pequeño esférico y un cuerpo concavo grande, tienen de 20 a 30 nm de grosor. Frecuentemente aparecen

formando agregados característicos que reciben el nombre de *polisomas*. Los ribosomas son partículas de ribonucleoproteínas (contienen proteínas y ácido ribonucleico), donde se produce la síntesis de proteínas a partir de aminoácidos, mediante el mecanismo de la traducción, de la información genética contenida en el ácido ribonucleico mensajero (ARNm). En una célula pueden existir miles de ribosomas, con una capacidad de síntesis prodigiosa, ya que cada ribosoma puede producir una molécula de proteína por minuto.

**Mitocondria**.- En la mitocondria se produce la respiración celular, una función que permite que se libere la energía contenida en los hidratos de carbono o azúcares.

**El retículo endoplasmático** (RE o ER, del inglés endoplasmic reticulum) es un sistema multiramificado de sacos membranosos planos, denominados cisternas, que presentan la típica estructura de unidad de membrana comunicados entre sí, que intervienen en funciones relacionadas con la síntesis proteica, metabolismo de lípidos y algunos esteroides, así como el transporte intracelular.

El RE es continuo con la membrana externa de la envoltura nuclear, a la que se une en las cercanías del núcleo. El RE puede tener ribosomas, que se encuentran unidos como lo hacen los botones a un pedazo de tela, y se conoce como RE rugoso o puede carecer de ribosomas y se llama RE liso. El RE rugoso sintetiza lípidos de membrana y proteínas de secreción; mientras que el RE liso está implicado también en la producción de lípidos y en la modificación y transporte de las proteínas sintetizadas en el RE rugoso.

Se encuentra en la célula animal y vegetal pero no en la célula procarionta. Es un orgánulo encargado de la síntesis y el transporte de las proteínas.

**Lisosoma**.- son orgánulos relativamente grandes, formados por el retículo endoplasmático rugoso (RER) y luego empaquetadas por el complejo de Golgi, que contienen enzimas hidrolíticas y proteolíticas que sirven para digerir los materiales de origen externo (heterofagia) o interno (autofagia) que llegan a ellos. Es decir, se encargan de la digestión celular.

**Los microfilamentos** son estructuras más pequeñas, pero sólidas de 5 a 7 nm de diámetro, que actúan solos o conjuntamente con los microtúbulos *para producir movimiento celular*. Estos también están formados por proteínas, específicamente la *proteína actina*, la que con la *miosina* son también constituyentes del tejido muscular de los animales. *Los microfilamentos causan el movimiento de corriente citoplasmática o ciclosis*, la que ocurre en muchas células vegetales, como en las *algas Chara y Nitella*, donde se han reportado velocidades de 75µm por segundo. En las hojas de la *Elodea canadensis*, se observa muy bien la ciclosis, que produce un movimiento de los organelos celulares, de una forma helicoidal, de un lado hacia abajo y del otro lado hacia arriba. *Los microfilamentos también juegan un papel importante en el crecimiento del tubo polínico y en el movimiento ameboidal*.

**Microcuerpos, peroxisomas , glioxisomas**. *Los microcuerpos* son organelos esféricos, rodeados por una sola unidad de membrana. Su diámetro varía de

0,5 a 1,5  $\mu\text{m}$  y tienen un interior granular; algunas veces con inclusiones cristalinas de proteínas. Se originan a partir del RE, formando parte del sistema de endomembranas. *Los peroxisomas* son organelos esféricos, especializados en reacciones de oxidación. La enzima catalasa, constituye casi el 40% de las proteínas totales del peroxisoma, esta enzima descompone el peróxido de hidrógeno en agua y oxígeno. En las plantas se conocen los *peroxisomas foliares*, como organelos de la fotorrespiración. Los *glioxisomas* se encuentran en semillas de oleaginosas, y contienen las enzimas que ayudan a convertir las grasas almacenadas, en carbohidratos que son translocados a la planta joven para su crecimiento. Los glioxisomas contienen las enzimas del ciclo del ácido glicólico.

**Mitocondrias.** Las células eucarióticas poseen organelos complejos, denominados mitocondrias. Observadas con el microscopio óptico, se ven como pequeñas esferas, bastones o filamentos, que varían en forma y tamaño, comúnmente miden de 0,5 a 1,0  $\mu\text{m}$  de diámetro y de 1,0 a 4,0  $\mu\text{m}$  de longitud.

Son más numerosas que los cloroplastos, pudiéndose encontrar hasta 1000 por célula, pero varias algas, incluyendo *Chlorella* tienen una sola por célula. La mitocondria es el organelo responsable de la respiración aeróbica (que utiliza  $\text{O}_2$ ), un proceso en el cual un carbohidrato se oxida por completo en presencia de  $\text{O}_2$ , convirtiéndose en  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2\text{O}$  y energía almacenada en forma de ATP. Las mitocondrias se dividen por fisión o bipartición, y todas se originan a partir de las mitocondrias contenidas en el cigoto; de tal forma que sus membranas no se derivan del sistema de endomembranas.

Ellas contienen ADN circular y ribosomas pequeños (15 nm), en la matriz, de tal manera que son capaces de sintetizar algunas de sus propias proteínas. Sin embargo, dependen también de proteínas sintetizadas en el citoplasma que están bajo el control nuclear.

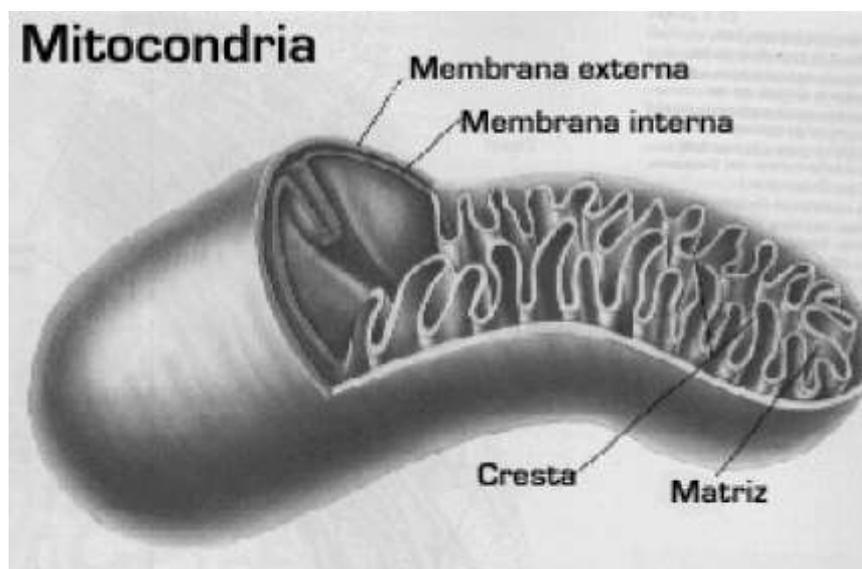
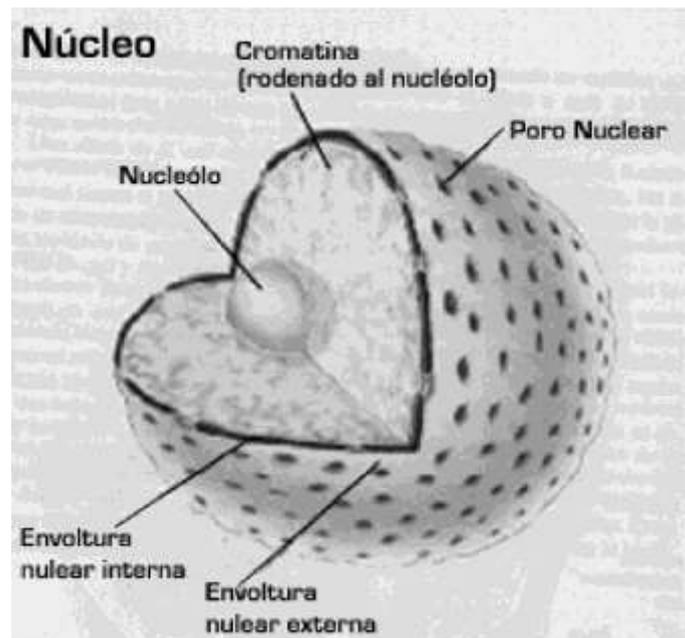


Figura 11.- tomada de Rawn (1989)

Las mitocondrias tienen una doble membrana, la membrana externa es lisa, y actúa como un colador, permitiendo el paso de muchas moléculas pequeñas; mientras que la membrana interna, muestra plegamientos denominados crestas, que aumentan la superficie interna. La membrana interna es selectivamente permeable, regulando el tipo de moléculas que la atraviesan. El compartimiento interno encerrado por la membrana interna es la matriz, de naturaleza coloidal, que contiene las enzimas del ciclo de Krebs o del ácido cítrico. En la membrana interna de las mitocondrias, se encuentran insertos los transportadores de electrones y la ATP sintetasa, realizándose en ella la fosforilación oxidativa o sea la síntesis de ATP, acoplada al consumo de  $O_2$ .

**El núcleo** es el organelo celular más conspicuo, tiene forma esférica o globular, con un diámetro de 5 a 15  $\mu m$ . Es el centro de control de la célula; sin embargo no es un organelo independiente, ya que debe obtener sus proteínas del citoplasma. El núcleo contiene la mayor cantidad de ADN, al que se le da el nombre de genoma, está rodeado por una envoltura nuclear, compuesta de dos membranas, que se fusionan en algunos puntos formando poros nucleares, que permiten la comunicación del interior del núcleo con el citoplasma celular. Pueden existir desde pocos a miles de poros en una envoltura nuclear. Algunas macromoléculas del núcleo, incluyendo subunidades ribosomales, son capaces de atravesar los poros nucleares hacia el citosol y viceversa. *El núcleo ejerce su control sobre las funciones celulares vía ARNm (ácido ribonucleico mensajero), determinando las enzimas que se fabrican en la célula y éstas a su vez determinan las reacciones químicas que se llevan a cabo, y por ende la estructura y función celular.*



**Figura 12.- tomada de Rawn (1989)**

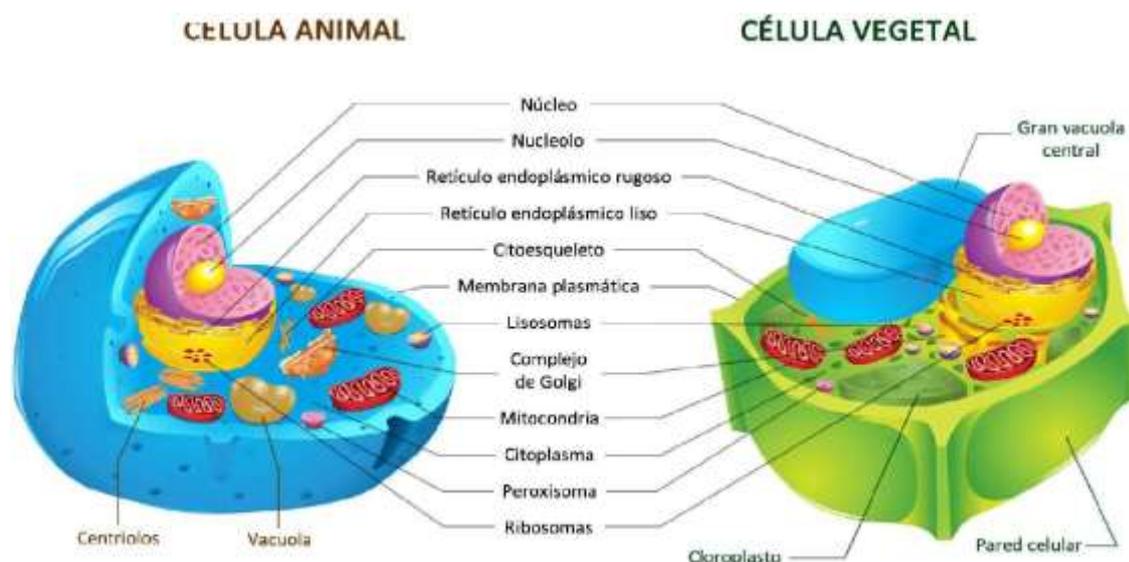
El núcleo es el sitio de almacenamiento y replicación de los cromosomas, que están compuestos de ADN y proteínas acompañantes. El complejo ADN-proteína (nucleoproteína), se denomina cromatina, que se observa dispersa

durante la interfase. Aunque la cromatina pareciera estar desordenada, no es así; ya que está organizada en estructuras llamados cromosomas. La longitud de todo el ADN del genoma de una planta es millones de veces mayor que el diámetro del núcleo donde se encuentra, podemos establecer la analogía con una bola de hilo enrollada varios kilómetros de longitud, metida dentro de una pelota de golf.

Cuando una célula se prepara para dividirse, el ADN y las proteínas que forman cada cromosoma se enrollan más estrechamente; los cromosomas se acortan, engruesan y se hacen visibles al microscopio. El núcleo contiene una solución acuosa, repleta de enzimas, el nucleoplasma, en el cual se encuentran suspendidos la cromatina o los cromosomas y los nucléolos. Como ya mencionamos, el ADN almacena información, en forma de genes, que son segmentos o secuencias de ADN que contienen toda la información genética para originar un producto génico determinado -ARN, proteína-.

El núcleo contiene uno o más cuerpos esféricos (pueden ser hasta 4), **los nucléolos**, que pueden tener de 3 a 5  $\mu\text{m}$  de diámetro. Los nucléolos son masas densas de fibras, de forma irregular, se tiñen de oscuro, que se encuentran suspendidos en el nucleoplasma. En ellos se pueden encontrar áreas claras, llamadas vacuolas nucleolares, que son indicativos de un nucléolo muy activo. Las células meristemáticas, generalmente tienen nucléolos más grandes que las células maduras o latentes. En el nucléolo se fabrica el ARN ribosomal, que junto a las proteínas sintetizadas en el citoplasma, forman los ribosomas. El ARN ribosomal es codificado por regiones especiales en los cromosomas denominadas regiones organizadoras del nucléolo. Los nucléolos se observan bien durante la interfase de la mitosis, que es la fase de descanso de la división celular, pero cuando la célula comienza a dividirse, en la profase, desaparecen los nucléolos y la membrana nuclear, que se reabsorbe en el retículo endoplasmático.

La función del núcleo es mantener la integridad de los genes y controlar las actividades celulares a través de la expresión génica.



**Fig. 13.- Estructura comparativa de una célula animal y vegetal**

Aunque las células animales y vegetales son eucarióticas, las células vegetales difieren de las células animales en varios aspectos:

Las células vegetales son membranas rígidas, mientras que las células animales son flexibles y desnudas.

Las células vegetales son inmóviles y las animales son móviles.

Las células vegetales tienen clorofila y las animales no.

Mientras que las células vegetales utilizan directamente la energía solar, las células animales están imposibilitadas de utilizar la energía solar directamente.

Las células vegetales son autótrofas, las células animales son heterótrofas. Las células vegetales son productoras y las animales son consumidoras.

Las células vegetales tienen un crecimiento ilimitado y en las células animales el crecimiento es limitado.

Las células vegetales poseen membrana de secreción celulósica y membrana plasmática y las células animales tienen sólo membrana plasmática.

En las células vegetales se da el citoplasma con vacuolas grandes y numerosas, mientras que en las células animales el citoplasma es casi sin vacuolas.

Las células vegetales tienen condriosomas y plastos y en las células animales sólo hay condriosomas.

Las células vegetales no tienen centrosomas en la mayoría de los casos y las células animales sí poseen centrosoma.

Tanto las células vegetales como las animales están constituidas por un núcleo.

**PREGUNTAS:**

1. Cite las principales diferencias que presentan las células vegetales con respecto a las animales.
2. La forma de la célula es variable. Dibuje una célula vegetal e indique la lámina media.
3. Indique de qué está compuesta la pared celular.
4. Qué es el protoplasma.
5. Una célula vegetal eucariota típica está constituida por tres partes principales. Indique cuáles.
6. Qué sustancias se encuentran en las vacuolas de las células vegetales.
7. Qué función cumplen los cloroplastos.
8. Indique la función que cumplen las mitocondrias.
9. Qué función cumple el Aparato de Golgi.
10. Qué función cumple el núcleo celular.

## TEJIDOS VEGETALES

Aspectos generales  
 Meristemáticos  
 Parenquimáticos  
 De resistencia o sostén  
 Conductores  
 Secretores  
 Excretores  
 Protectores

### ASPECTOS GENERALES

Conceptos de histología: (del griego: *histo*, tejido; *logía*, estudio). Es una parte de la Anatomía que estudia la morfología, anatomía y fisiología de los tejidos que integran los órganos de las plantas. Estudia las células, pero no a la manera de la Citología, sino en su conexión y relaciones para formar los tejidos vegetales.

Concepto de tejido vegetal: reunión de células íntimamente unidas entre sí, semejante en sus paredes celulares y protoplasma, que se originan por división a partir de una célula meristemática apical según las tres direcciones del espacio y que cumplen una misma función específica en el organismo vegetal.

Diferencia entre un tejido animal y vegetal: Conjunto de células que poseen la misma estructura y la misma función. Los principales tejidos animales son: epitelial, conjuntivo, cartilaginoso, óseo, adiposo, muscular, sanguíneo y nervioso. En los vegetales podemos distinguir principalmente los siguientes tejidos: suberoso, conductores, meristemático, epidérmico y parenquimático.

La diferencia entre tejidos animales y vegetales radica en que los componen diferentes células.

**Clasificación de los tejidos vegetales:** desde el punto de vista ontogénico los tejidos vegetales se dividen en dos grandes grupos: los meristemáticos o de formación (apicales, laterales, intercalares y meristemoides) y los adultos o definitivos (parenquimáticos, absorbentes, mecánicos o de sostén, superficiales o protección, conductores de alimentos, secreción o excreción).

**Tejidos meristemáticos o de formación:** tejidos que por división, crecimiento y diferenciación de sus células, llegan a formar los tejidos adultos o definitivos del cuerpo de la planta (tejidos de formación); poseen una capacidad de división celular permanente o indefinida (tejidos meristemáticos); la primera célula meristemática, es la célula huevo o cigoto de las plantas superiores, que por divisiones sucesivas forman nuevas células y luego el embrión en el que quedan grupos de células meristemáticas, que a su vez por división de dichas células formaran los órganos de la planta adulta, en la que persisten en sus extremos, tanto del brote como de la raíz, tejidos meristemáticos que se

encuentran en permanente división, determinando el crecimiento de la planta en longitud y grosor (tejidos embrionales).

Sus células son pequeñas, tienen forma poliédrica, con paredes finas y vacuolas pequeñas y abundantes.

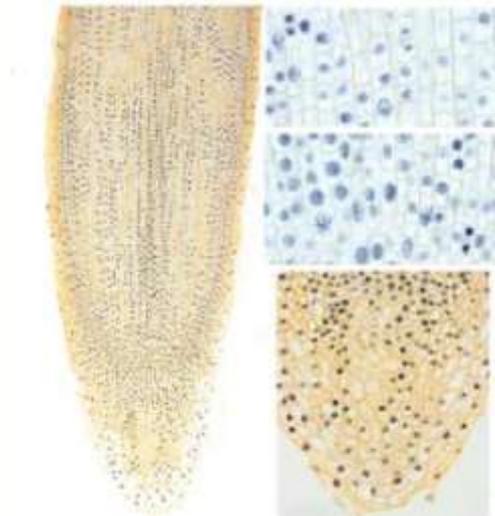


Figura 14.- ápice de una raíz con tejido meristemático

Los meristemos son de dos tipos:

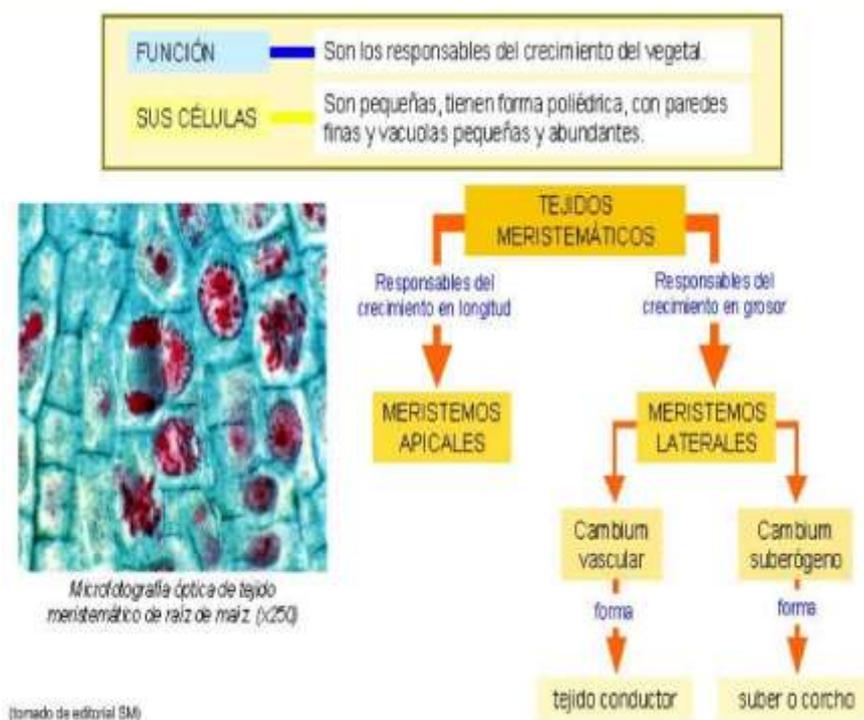


Fig. 15. Células meristemáticas

**Tejidos Adultos o definitivos:** son originados por los tejidos de formación, que se caracterizan por estar constituidos por células vivas y otras muertas, de tamaño grande, de forma isodiametrales, aplanadas y alargadas, relativamente pobre en protoplasma y presencia de grandes vacuolas de paredes primarias delgadas y paredes secundarias engrosadas, que han perdido su capacidad de división y al contrario han alcanzado un alto grado de diferenciación morfo-anato y fisiológicamente para cumplir funciones específicas en el organismo vegetal.

### Clasificaci

Tejidos par  
absorbente  
excreción.  
que están c

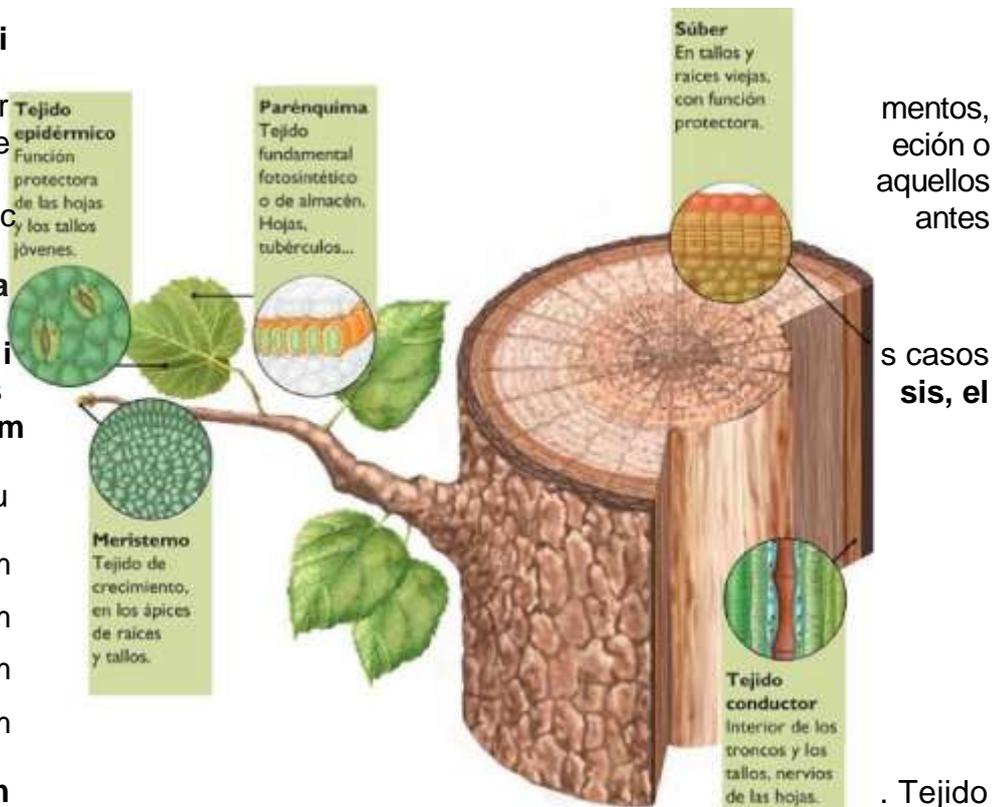
Tejidos pa  
Forman la i  
funciones  
almacenam

Según la fu

- Parénquim
- Parénquim
- Parénquim
- Parénquim

### Parénquim

constituido de células de forma isodiametrales poliédricas y algunas relativamente alargadas de paredes celulares delgadas (solo paredes primarias), excepcionalmente gruesas, que se originan del meristemo fundamental, el felógeno. Este tejido es asiento de las actividades esenciales de la planta, como son la fotosíntesis, respiración, almacenamiento, secreción, excreción; es decir, de las actividades que requieren de la presencia de protoplasma vivo. Pueden presentarse en masas continuas (la médula y el córtex de tallo y raíces, mesófilo de las hojas, pulpa de los frutos carnosos y el endospermo de la semilla). También puede asociarse con otros tipos de células en tejidos morfológicamente heterogéneos (células parenquimáticas que forman los radios vasculares y las filas verticales de células vivas del floema y xilema).



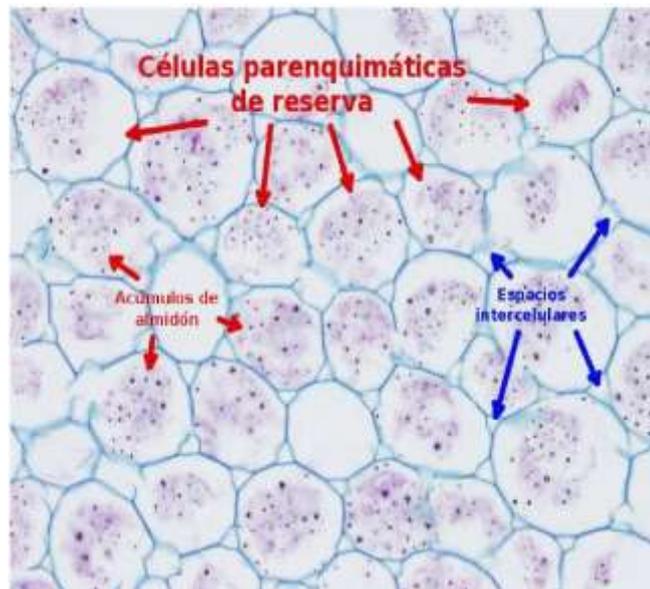


Figura 16.- Tejido parenquimático de reserva



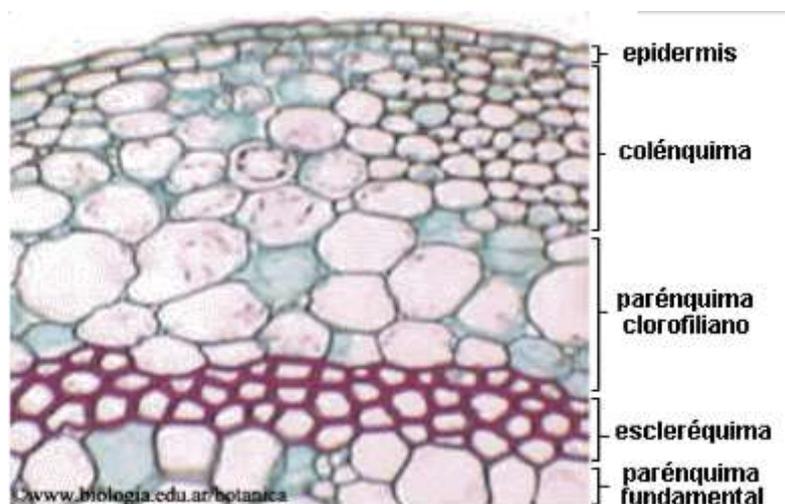
Figura 17.- Tejido parenquimático aerífero

**Tejidos mecánicos o de sostén:** tejido simple, constituido por células vivas y muertas de forma isodiametrales y alargadas, de paredes engrosadas de celulosa, endurecida por lignificación en forma parcial, o total, sustancias que comunican una notable resistencia mecánica a todo el organismo vegetal y que cumplen la función de sostén de los órganos en crecimiento, desarrollan una considerable de tensión, resistencia frente a diversos excesos, tales como los resultados de estiramientos, torceduras, pesos y presiones.

**Su función es proporcionar resistencia y rigidez a la planta.** Están formados por células con una pared celular muy gruesa (con mucha celulosa), reforzada en algunos casos con una sustancia llamada **lignina**, que proporciona rigidez y dureza a los tejidos y, además los impermeabiliza.

Los principales tejidos de sostén son:

- Colénquima
- Esclerénquima
- Esclereidas o células pétreas
- Fibras



**Figura 18.- Tejido tejidos de sostén**

**Tejidos conductores:** llamados también tejidos vasculares, son tejidos compuestos, constituidos por células vivas y muertas, de forma tanto isodiametrales como alargadas, estas últimas se unen por sus extremos formando extensos vasos que se extienden de manera continua por todo el cuerpo de la planta y que tienen por función el transporte de sustancias alimenticias, como la función mecánica de sostén.

Son los encargados de transportar las sustancias nutritivas de unas zonas a otras de la planta.

El **tejido vascular** es un tipo de tejido vegetal complejo, formado por varias clases de células y componentes, que se encuentra en las plantas vasculares. Los componentes primarios del tejido vascular son el xilema y el floema.

También se hallan asociados al tejido vascular dos meristemas: el cámbium vascular y el felógeno. Todos los tejidos vasculares dentro de una planta constituyen el **sistema de tejido vascular**.

El **sistema vascular** está formado por el **xilema** y el **floema**.

Ambos son tejidos **complejos**.

Característicos de las plantas superiores: **plantas vasculares**

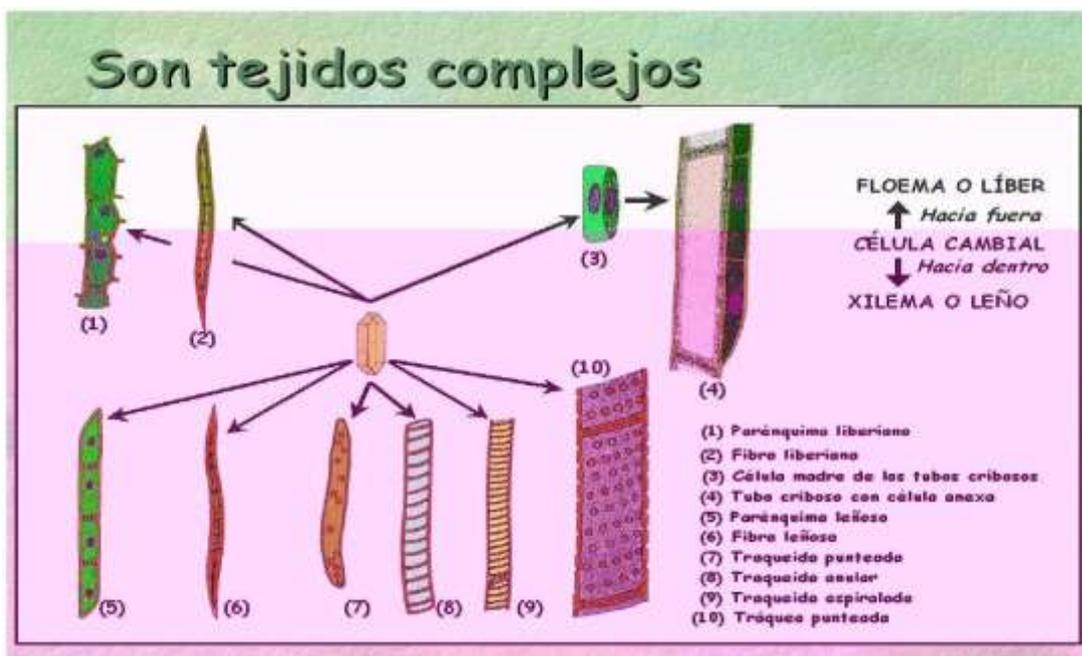


Figura 19.- tejidos conductores vegetales

### Tejido leñoso o xilema

Transporta la savia bruta (compuesta por agua y sales minerales) desde las raíces hasta las hojas y está formado por distintos tipos de células: *elementos traqueales, fibras del xilema y células parenquimáticas*.

### Tejido liberiano o floema

Transporta la savia elaborada (agua y nutrientes orgánicos sintetizados por la planta) desde las hojas al resto del vegetal. Está formado por distintos tipos de células: *células cribosas, células acompañantes, fibras y células parenquimáticas*.

### Origen:

- Los tejidos primarios derivan del **procámbium**.
- Los tejidos secundarios derivan del **cámbium vascular**.

### Actividad del procámbium o del cámbium vascular.

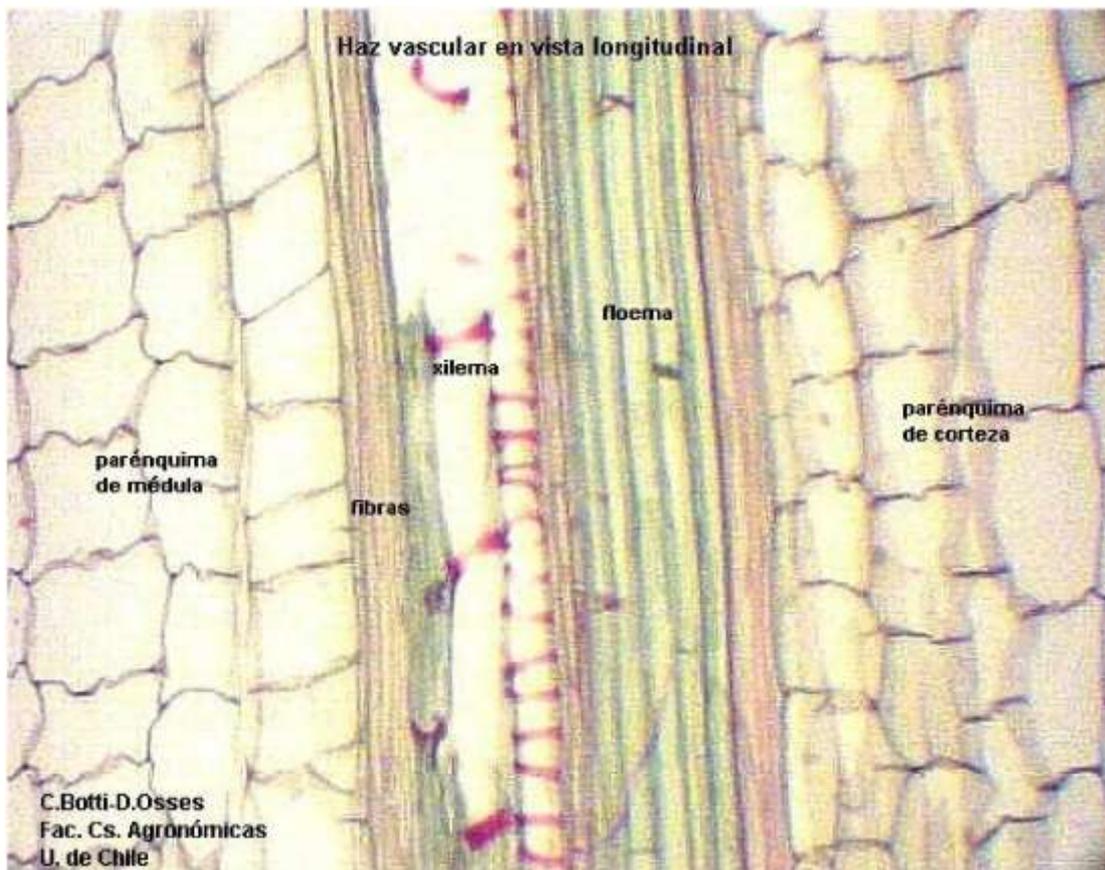


Figura 20.- tejidos conductores, fibras y parénquimas

#### 1.- El Xilema. Caracteres generales.

- El **xilema** o **leño** se encarga del **transporte del agua y de sustancias disueltas** en ella desde la raíz al resto de la planta.
- Etimológicamente deriva de “*xilos*”, madera.
- El xilema forma la parte dura de la planta o madera.
- Macroscópicamente es más visible que el floema.

#### 2.- El Xilema. Origen.

- El **xilema 1<sup>ro</sup>** (**protoxilema y metaxilema**) deriva del **procámbium**.
- El **xilema 2<sup>ro</sup>** deriva del **cámbium vascular** (sólo cuando hay crecimiento secundario).

### 3.- El Xilema. Tipos celulares vasculares y no vasculares.

#### 3.1- Tipos vasculares:

- Los **elementos de los vasos o células traqueales** (forman las Traqueas y los vasos).
- Las traqueidas

#### 3.2 Tipos no vasculares:

- Células parenquimáticas (parénquima axial y radiomedular).
- Fibras leñosas (esclerenquimáticas).

#### a.- Las Tráqueas

- Formadas por los llamados **Elementos de los Vasos**.

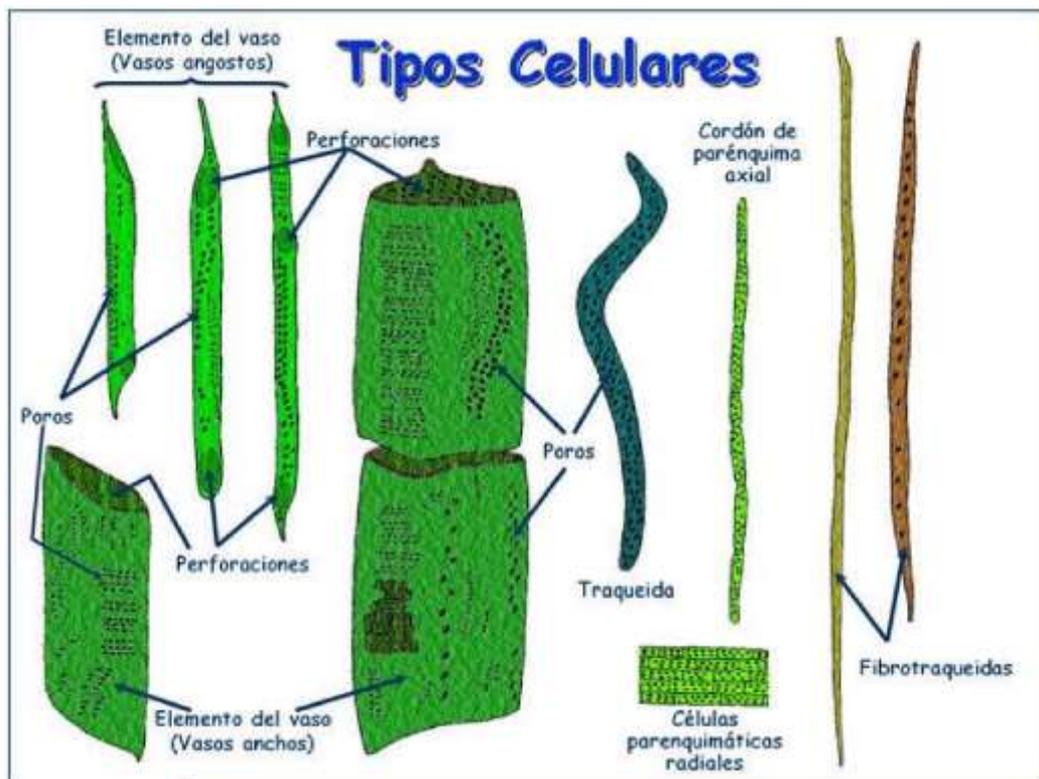


Figura 21.- diversos tipos de tejidos conductores vegetales.

- Se encuentran sólo en angiospermas (mono y dicotiledóneas).
  - ✓ En demás plantas vasculares hay **traqueidas**.

- Misión conductora y de sostén.
- Tamaño muy variable (10 cm longitud y 0,1 mm de espesor es lo corriente).
- Varios elementos de los vasos forman el tubo, vaso o traquea.
- Pueden llegar a medir de 1 a 5m y 0,7 mm de espesor.

### a.1 Tipos de Tráqueas:

(Según los engrosamientos de las paredes celulares de los elementos de los vasos que las forman).

1.- En **xilema primario** (favorecen la extensibilidad).

- **Anulares:** engrosamientos en anillo.
- **Helicadas:** engrosamientos en hélice.

2.- En **xilema secundario**.

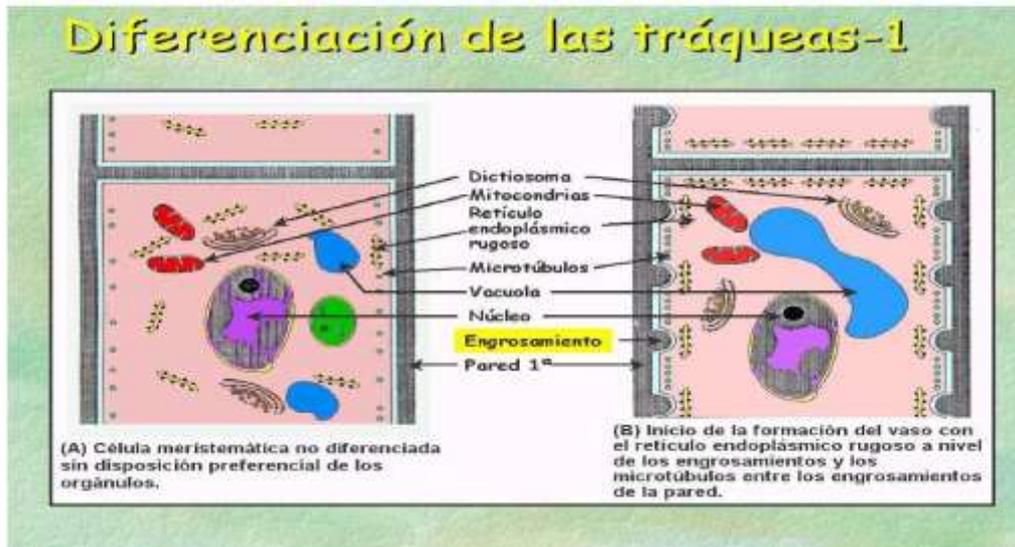
- **Reticuladas:** formando una red
- **Punteadas:** engrosamiento casi completo con punteaduras (areoladas o no).
- **Escalariformes:** con punteaduras alargadas.



Figura 22.- tipos de elementos de los vasos

### ➤ Diferenciación

- ✓ Engrosamiento por depósito de pared primaria.
- ✓ Aumento del engrosamiento por depósito, muy lignificado, de pared secundaria.



**Figura 23.- Diferenciación de las tráqueas**

- ✓ Desarrollo, en las paredes transversales, de **perforaciones** que favorecen el transporte de líquidos entre las células que forman los tubos o vasos.

□ Tipos de **perforaciones**:

1. **Placa perforada simple** (una única y gran perforación resultado de la fusión de muchas más pequeñas), normalmente horizontal.
2. **Placas perforadas compuestas** (normalmente oblicuas).
  - ✓ Escalariformes.
  - ✓ Reticuladas.
  - ✓ Foraminadas.

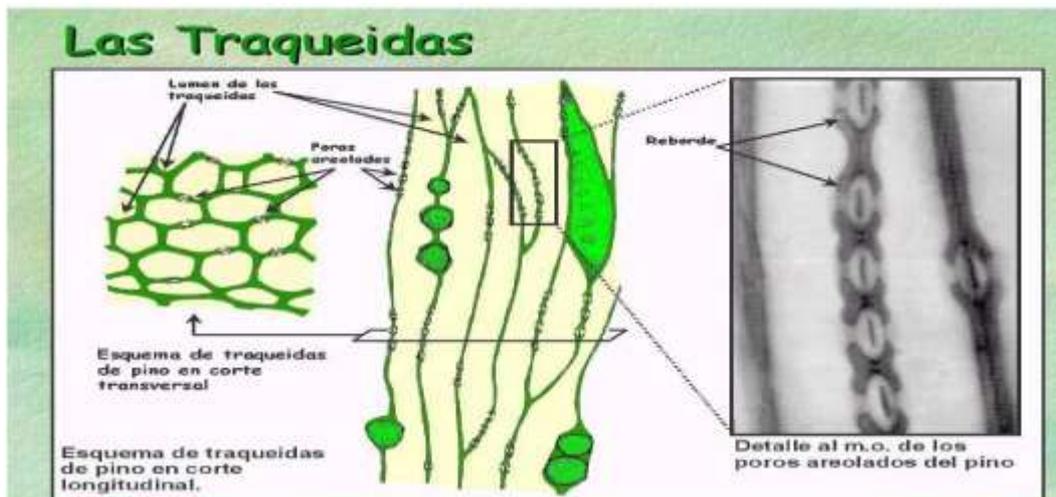


**Figura 24.- Tipos de perforaciones en los tejidos conductores b.- Las Traqueidas.**

- Se encuentran en el xilema de todas las plantas.
  - ✓ Son el único elemento conductor en las criptógamas vasculares y en las gimnospermas.
- Células alargadas, de gruesas paredes y con extremos afilados.
 

Características:

  - ✓ Al superponerse unas con otras forman *tubos más estrechos y menos largos* que las tráqueas.
  - ✓ Los tubos que se forman son de recorrido más *irregular*.
  - ✓ Los tabiques transversales *no están perforados*, y las paredes laterales muy llenas de punteaduras.
  - ✓ Las paredes laterales no pierden la pared 1<sup>ra</sup>. Sobre la pared 1<sup>ra</sup> de las paredes laterales se forman engrosamientos de tipo **anillado, helicado, punteado y escaleriforme**.



**Figura 25.- Las traqueidas de pino**

**c.- Parénquima leñoso.**

- Células parenquimáticas típicas, con abundante retículo endoplásmico rugoso.
- Se comunican con las tráqueas y traqueidas a través de punteaduras semiareoladas.
- Proporcionan solutos a los elementos conductores (aminoácidos, hormonas, sales minerales).
- Algunas almacenan sustancias de reserva.
- Pueden tener o no cloroplastos.

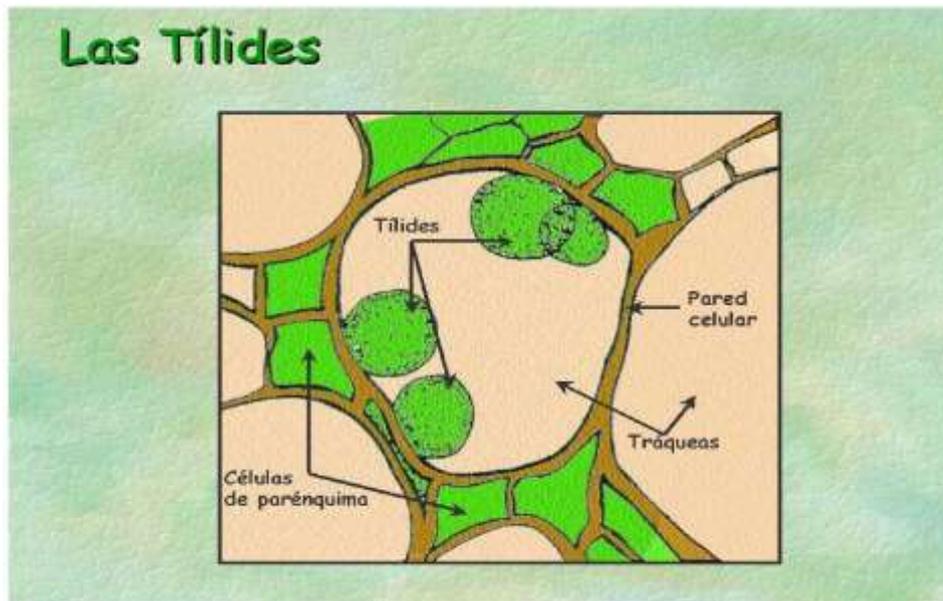


Figura 26.- Las tílides: proyecciones de las células parenquimáticas dentro de los elementos conductores.

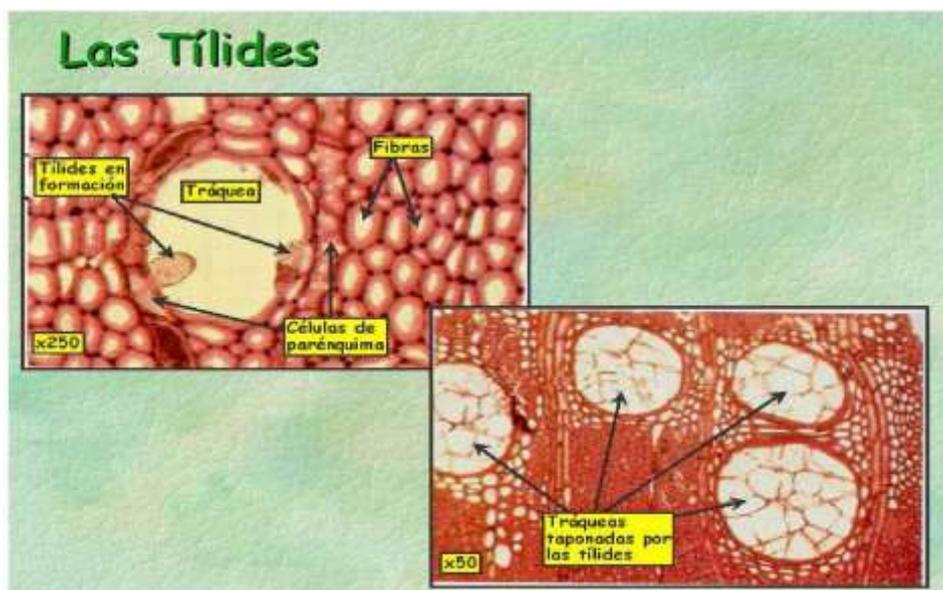


Figura 27.- tílides dentro de los elementos conductores.

### 1.- Tipos:

- En el *xilema primario* las células parenquimáticas son alargadas en el sentido longitudinal del órgano.
- En el *xilema secundario* hay dos clases:

#### a.- Parénquima axial.

- ✓ Deriva de las *fusiformes iniciales* del cámbium vascular.
- ✓ Sus células se disponen paralelas a los elementos conductores.

#### b.- Parénquima radiomedular.

- ✓ Deriva de las células *iniciales radiales* del cámbium vascular.

#### d.- Fibras leñosas.

- Elementos de sostén de los tejidos vasculares.
- Parecidas a las traqueidas pero más largas y de paredes más gruesas.
- Poseen escasas punteaduras.
  - ✓ Parecen derivar de traqueidas: elementos traqueales imperforados.
- Derivan del procámbium y del cámbium vascular.

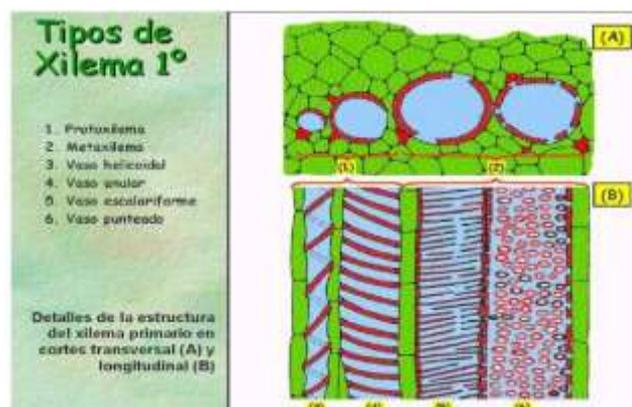
### 4.- Diferencias entre Xilema Primario y Xilema Secundario.

#### 1.- El xilema primario:

- Se origina del procámbium al inicio de la diferenciación del tallo, raíz y hojas.
- El primero en aparecer es el **PROTOXILEMA** y más tarde el **METAXILEMA**.

■ **PROTOXILEMA.** Presenta pocas tráqueas y traqueidas (anulares, helicoidales y anulo-espinales) y mucho parénquima.

■ **METAXILEMA.** Mucho más tardío. Contiene mayor número de tráqueas, que son más gruesas y lignificadas (con engrosamientos helicoidales, reticulares o punteados).



### Figura 28.- Diversos tipos de xilema primario

- **Tipos** (por su localización):
  - ✓ **Xilema EXARCO**: se diferencian primero los vasos más alejados del centro del órgano: crece centripetamente (en raíces de todas las plantas vasculares).
  - ✓ **Xilema ENDARCO**: se diferencian primero los vasos más internos: crece centrifugamente (en tallos de plantas superiores).
  - ✓ **Xilema MESARCO**: se diferencian los vasos centrales y luego crece en círculos (en hojas de plantas superiores y en tallos de las inferiores).

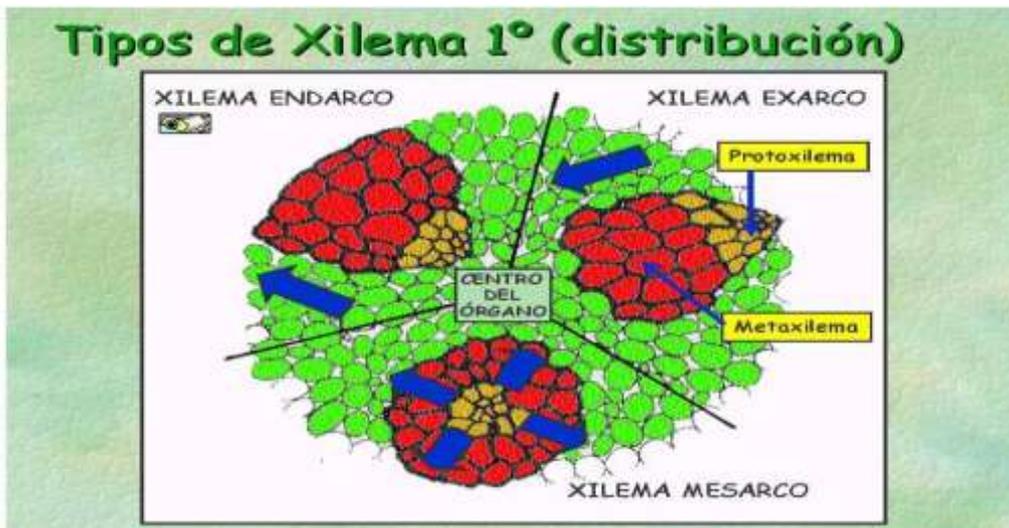


Figura 29.- Diversos tipos de xilema primario

### 2.- El xilema secundario:

- Deriva del cámbium vascular.
- Se distinguen dos tipos:
  - 1.- El **sistema vertical** o **axial** derivado de las células iniciales fusiformes.
  - 2.- El **sistema horizontal** o **radiomedular** derivado de las células iniciales radiales.
- Anualmente el cámbium produce nuevas células xilemáticas y floemáticas.

**Anillos de crecimiento:** las diferencias en el volumen de los elementos vasculares formados en primavera (más gruesos) y en otoño (más finos), determinan la imagen de anillos de crecimiento anuales.

El **Xilema** está formado por dos clases de tejido conductor: vasos y traqueidas. Las células que los forman son en los dos tipos alargadas, afiladas por los extremos, con paredes secundarias y sin citoplasma, y mueren al madurar. La pared celular tiene unas punteaduras (adelgazamientos) en las cuales no se produce engrosamiento secundario y a través de las que el agua pasa de unas células a otras. Los vasos suelen ser más cortos y anchos que las traqueidas y, además de punteaduras, tienen perforaciones carentes de engrosamiento primario y secundario a través de las que circulan libremente el agua y los nutrientes disueltos.

El **Floema** es el tejido conductor especializado en la translocación de fotoasimilados (Ver Transporte de solutos).

**Tejidos absorbentes:** Son tejidos simples constituidos por células vivas o también muertas, de formas aplanadas e isodiametrales, de paredes delgadas y permeables, de posición superficial o de enorme desarrollo, que cubren el cuerpo de la raíz y cuya función primaria es absorber agua y sales minerales disueltas necesarias para el crecimiento y desarrollo de la planta.

Las plantas pueden absorber el agua a través de las partes superiores o aéreas aunque la mayor parte de esta se hace a través de las raíces. Casi toda el agua y los minerales se absorben a través de las células epidérmicas muy cerca del ápice. La epidermis produce multitud de pelos absorbentes que penetran en el suelo lo que aumenta la superficie de absorción. El agua se absorbe por la diferencia de potencial hídrico ( $W$ ) moviéndose desde las regiones de alto  $W$  en el suelo a las regiones de bajo  $W$  en las raíces.

El agua se absorbe a través de los pelos y otras células siguiendo un camino radial a través de las células exteriores hasta el xilema localizado en la estela. En la endodermis (células que rodean al tejido vascular, la difusión se bloquea por la capa de suberina que es impermeable al agua y denominada Banda de Caspari..

El agua se encuentra forzada a atravesar la membrana y el citoplasma de las células de la endodermis que forman una barrera osmótica entre el cortex y la estela. Además el agua puede pasar de una célula a otra a través de los plasmodesmos creando la vía del simplasto. Tanto los pelos radicales como la epidermis merecen una atención especial como superficies absorbentes.

**Tejidos superficiales o de protección:** es un tejido compuesto constituido, la mayoría, por células vivas y algunos por células muertas, de formas aplanadas e isodiametrales, de paredes delgadas y otras engrosadas de celulosa, impermeables al agua, de posición superficial y de enorme desarrollo, que protege el cuerpo primario y secundario de la planta, que cumple numerosas funciones como: la reducción de la transpiración, protección mecánica, intercambio gaseoso a través de los

estomas, almacenaje de agua y productos metabólicos, protección contra el lavado de nutrimentos por la acción de la lluvia, protección contra el ataque de microorganismos patógenos.

### Tejidos protectores

Los tejidos de protección forman la parte más externa de los órganos de las plantas y se encuentran en contacto con el medio ambiente. Los tejidos de protección típicos son la epidermis y peridermis, dependiendo de si la planta tiene crecimiento primario o secundario, respectivamente. También se incluyen como protectores a la hipodermis, tejido que aparece en algunas plantas justo debajo de la epidermis de las partes aéreas, y a la endodermis, localizada internamente en la raíz protegiendo a los vasos conductores.

Es la capa celular más externa de las plantas y se acepta que no existe en la caliptra de la raíz y que no está diferenciada en los meristemos apicales. Además, desaparece de aquellos órganos con crecimiento secundario. En las plantas que tienen crecimiento primario se mantiene a lo largo de toda la vida de la planta, excepto en algunas monocotiledóneas que la cambian por una especie de peridermo.

En los tallos se origina a partir de la capa más externa del meristemo apical, también denominada protodermis, mientras que en las raíces se origina desde las células que forman la caliptra o desde las capas más externas del córtex (este origen diferente hace que algunos autores denominen a la epidermis de la raíz como rizodermis).

Durante el crecimiento primario de la planta la epidermis constituye el tejido de protección de tallos, hojas, raíces, flores, frutos y semillas. También desarrolla otras funciones trascendentales para la vida de la planta como la regulación de la transpiración, el intercambio de gases, almacenamiento, secreción, repelen herbívoros, atraen insectos polinizadores, absorción de agua en las raíces, etcétera.

Su función es **proteger al vegetal**, por lo que recubren toda la superficie externa de la planta.

### Tejido epidérmico

Recubre todo el vegetal (hojas, flores, frutos, semillas, tallos y raíces) formando la **epidermis**, cuyas funciones varían según la parte de la planta. En las partes aéreas **protege a la planta y regula la transpiración y el intercambio de gases** con la atmósfera. En la raíz, protege y se encarga de la **absorción de agua y sales minerales**.

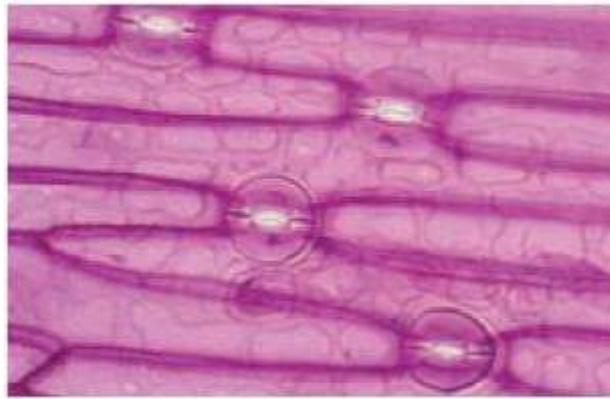


Figura 30.- Tejido epidérmico mostrando los estomas

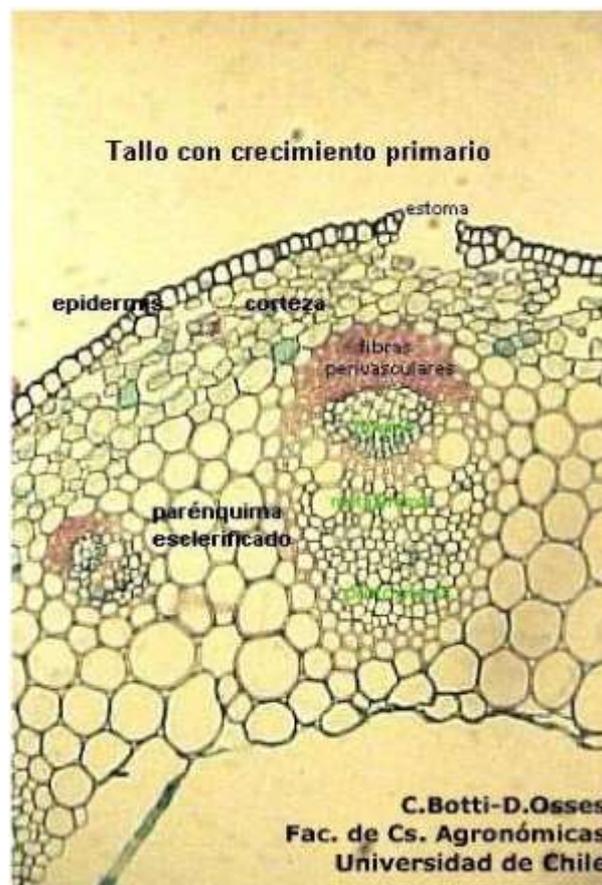


Figura 31.- Corte transversal de un tallo con crecimiento primario. Se observa el Tejido epidérmico mostrando estoma y otras estructuras.

PERIDERMIS: En histología vegetal, es el revestimiento del cuerpo vegetativo secundario de la planta que sustituye en su función a la epidermis. Se encuentra revistiendo a la planta, justo por encima del floema secundario. La peridermis está constituida por tres tipos de célula:

- Súber: hacia el exterior.
- Felógeno: células meristemáticas que dan lugar a los demás elementos de la peridermis, más conocido como corteza.
- Células de felodermis: Se disponen hacia el interior.

## Tejido suberoso

Está constituido por varias capas de células muertas debido a que sus paredes son ricas en suberina, sustancia que confiere impermeabilidad al tejido. Sustituye a la epidermis en partes de la planta con más de un año de vida. Aparece en los tallos de los árboles, formando el súber o corcho. En el súber aparecen unos poros, llamados lenticelas, que permiten que los tejidos que cubren puedan intercambiar gases con la atmósfera.

**Tejidos de secreción o excreción:** son los tejidos compuestos que tienen la capacidad para elaborar sustancias orgánicas, que son subproductos no utilizables del metabolismo vegetal y que algunas sustancias quedan más o menos aisladas de los protoplasmas vivos y otras son eliminadas enteramente del cuerpo de la planta, como por ejemplo: aceites esenciales, taninos, mucílago, alcaloides, glucósidos, resinas, gomas, caucho, pigmentos antocianos, etc.

## Tejidos secretores

Son tejidos especializados en **segregar sustancias variadas** (esencias, resinas) que pueden ser útiles para las plantas, como repelentes para evitar el ataque de insectos o bien productos de desecho.

Están formados por estructuras muy diversas, como:

- Células secretoras.
- Bolsas secretoras.
- Conductos de secreción.

## PREGUNTAS:

1. Dentro de los tejidos diferenciados o especializados existen 5 tipos de tejidos, indique cuales.
2. Describa que es un tejido epidérmico vegetal.
3. A qué se debe el crecimiento en grosor del tallo y la raíz.
4. Que son los tubos laticíferos.
5. Mencione las diferencias entre el Colénquima y Esclerénquima.
6. Indique que es el tejido suberoso.
7. Que función cumple el tejido Colenquimático.

## ÓRGANOS VEGETALES

Los tejidos vegetales se agrupan formando estructuras perfectamente diferenciadas: **raíz, tallo y hojas**, que se denominan órganos vegetales porque están especializados en unas funciones determinadas. La **flor** es otro órgano que sólo aparece en determinado tipo de plantas y se encarga de la función de reproducción.

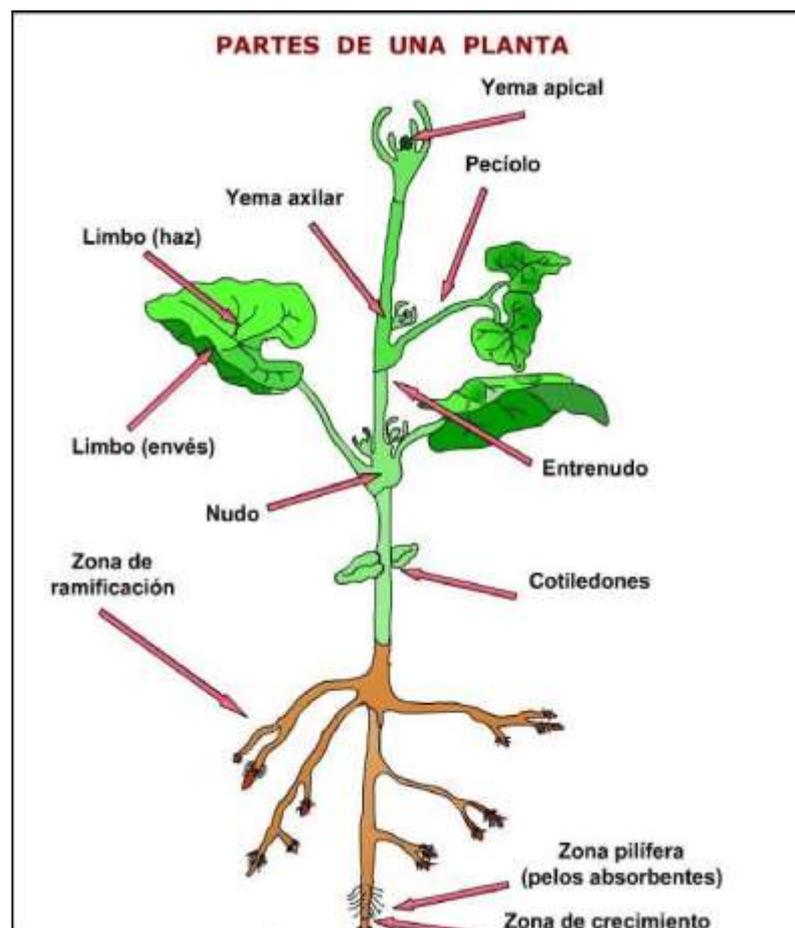
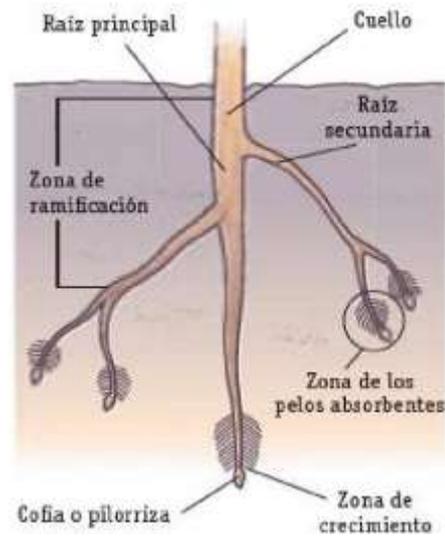


Figura 32.- Partes principales de una planta

**La raíz.-** Es la parte de la planta **encargada de la absorción de agua y de sales minerales**, de la fijación de la planta al suelo y, en algunos vegetales, como la zanahoria o la remolacha, del almacenamiento de sustancias de reserva. Por lo general, es un órgano subterráneo.

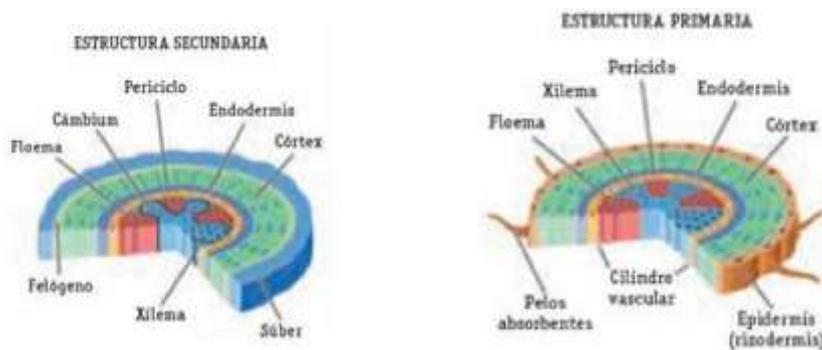
En cuanto a su morfología, la raíz se divide en:



**Figura 33.- Partes principales de la raíz.**

La disposición que adquieren los tejidos dentro de la raíz, es decir, su estructura interna, puede ser de dos tipos:

- Estructura primaria.
- Epidermis.
- Córtez.
- Cilindro central.
- Estructura secundaria.



**Figura 34 y 35.- Estructura primaria y secundaria de la raíz.**

**EJERCICIO**

Identifica cada capa de tejidos con su nombre.

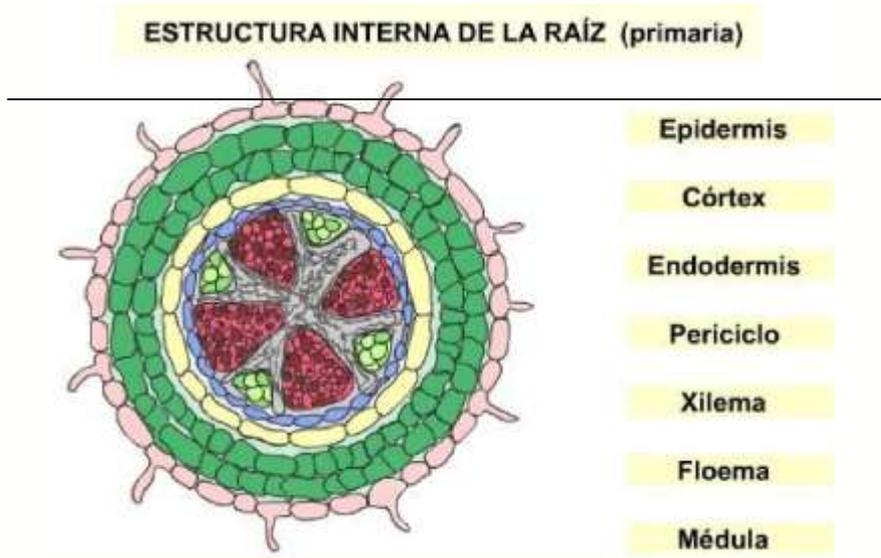
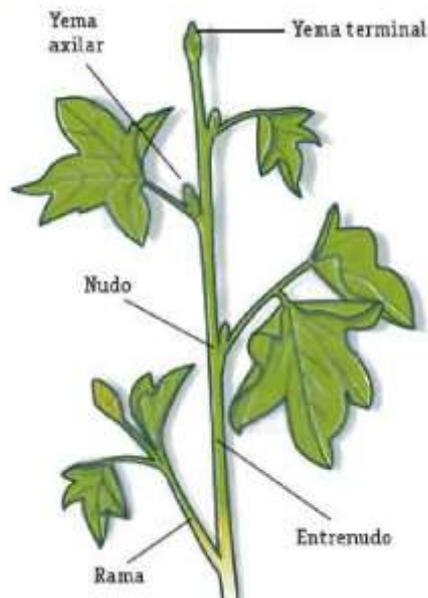


Figura 36.- Estructura de un corte transversal de la raíz

**El tallo.-** actúa como soporte de las partes aéreas del vegetal (hojas, flores, frutos) y transporta nutrientes (savia bruta y savia elaborada) de una zona a otra de la planta. En algunos vegetales sirve como almacén de sustancias de reserva. En cuanto a su morfología, se distinguen las siguientes partes:



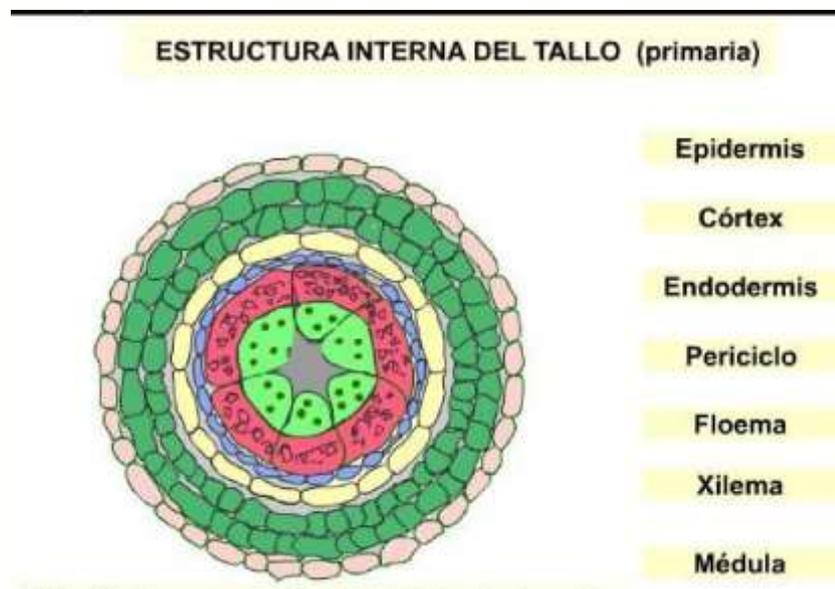
### Figura 37.- Pates del tallo

La disposición de los tejidos forma, como en la raíz, la estructura interna, que puede ser:

- **Estructura primaria.**
  - Epidermis.
  - CórTEX.
  - Cilindro central.
- **Estructura secundaria.**
  - Epidermis
  - Cortex
  - Endodermis
  - Periciclo
  - Floema
  - Xilema
  - Médula

### EJERCICIO

Identifica cada capa de tejidos con su nombre.



**Figura 38.- Para resolver: estructura de un corte transversal de la raíz**

**La hoja.-** es el órgano vegetativo y generalmente aplanado de las plantas vasculares, especializado principalmente para realizar la fotosíntesis. La morfología y la anatomía de los tallos y de las hojas están estrechamente relacionadas y, en conjunto, ambos órganos constituyen el vástago de la planta.

Las principales funciones de la hoja son: realizar la **fotosíntesis**, controlar el **intercambio de gases y regular la transpiración**.

La estructura interna de una hoja consta de las siguientes partes:

- Epidermis.
- Mesófilo.
- Sistema vascular.

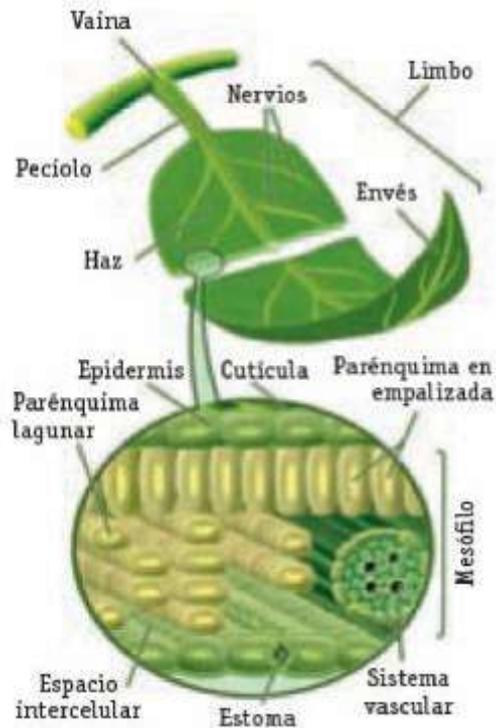


Figura 39.- Partes y estructura de un corte transversal de una hoja

## EJERCICIO



Figura 40.- Para resolver: Partes de la estructura transversal de una hoja



## BIBLIOGRAFIA BÁSICA

HOPKINS, W. G. **Introduction to plant physiology**. New York, John Wiley & Sons, 1995. 464 p.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F. & EICHHORN, S. E. **Biología Vegetal**. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 1996. 728 p.

SALISBURY, F. B. & ROSS, C. W. **Plant physiology**. Belmont, Wadsworth Publ. Co, 1991. 682 p.

UNIVERSIDAD POLITECNICA DE VALENCIA – ESPAÑA

THEMA equipo editorial, Barcelona. <https://ecured.cu/fisiología>

[vegetal https://es.wikipedia.org/wiki/Peridermis](https://es.wikipedia.org/wiki/Peridermis)

<http://mmegias.webs.uvigo.es/1-vegetal/guiadavproteccion.php>

<https://es.wikipedia.org/wiki/Tejidovascular>

<https://es.wikipedia.org/wiki/Hoja>

<http://amruesta.blogspot.pe/2009/06/partes-de-la-celula-y-funciones.html>

[www.um.es/eubacteria/fisiologíavegetaleubacteria\\_34.pdf](http://www.um.es/eubacteria/fisiologíavegetaleubacteria_34.pdf)

## RELACIONES HIDRICAS

### CONTENIDO

Introducción; el agua, estructura y propiedades; imbibición; movimiento del agua, ósmosis y presión osmótica; Soluciones isotónicas, Hipotónicas e hipertónicas; Relaciones energéticas, significado de las cantidades osmóticas, Determinación de las cantidades osmóticas; absorción, transporte y pérdida de agua por la planta, transpiración, mecanismo estomático, papel y beneficio de la transpiración, efectos del ambiente sobre los estomas, mecanismos de cohesión en el ascenso de la savia, anatomía del recorrido de ascenso, fuerza impulsora: gradiente de potencial hídrico, Tensión en el Xilema: cohesión, Anatomía del Xilema. Factores que afectan la absorción, transporte y pérdida de agua por la planta, magnitud, de la transpiración, rusticación, métodos para medir la pérdida de agua por las plantas.

### INTRODUCCIÓN

No se puede concebir la vida sin la presencia de agua. Es el líquido más común y extraordinario conocido. Tres cuartas partes de la superficie terrestre están cubiertas por agua. En la tierra existen reservas ocultas de agua en el subsuelo, en los casquetes polares se encuentra en forma de hielo y en la atmósfera está presente en forma de vapor de agua.

A pesar de que el agua es la molécula más abundante en la superficie terrestre, su disponibilidad es el factor que limita más la productividad vegetal en la tierra, en una escala global. La poca disponibilidad de agua limita la productividad de los ecosistemas terrestres, principalmente en climas secos.

Como promedio el protoplasma celular contiene de 85 a 90% de agua e inclusive los orgánulos celulares con un alto contenido de lípidos, como cloroplastos y mitocondrias tienen 50% de agua. El contenido de agua de las raíces expresado en base al peso fresco varía de 71 a 93%, el de los tallos de 48 a 94%, las hojas de 77 a 98%, los frutos con un alto contenido entre 84 a 94%. Las semillas con el menor contenido de 5 a 11%, aunque las de maíz tierno comestible pueden tener un contenido elevado de 85%. La madera fresca recién cortada puede tener hasta 50% de agua.

En las plantas el agua cumple múltiples funciones. Las células deben tener contacto directo o indirecto con el agua, ya que casi todas las reacciones químicas celulares tienen lugar en un medio acuoso. Para que un tejido funcione normalmente requiere estar saturado con agua, manteniendo las células turgentes. Todas las sustancias que penetran en las células vegetales deben estar disueltas, ya que en las soluciones se efectúa el intercambio entre células, órganos y tejidos.

El agua como componente del citoplasma vivo, participa en el metabolismo y en todos los procesos bioquímicos. Una disminución del contenido hídrico va acompañado por una pérdida de turgencia, marchitamiento y una disminución

del alargamiento celular, se cierran los estomas, se reduce la fotosíntesis y la respiración, y se interfieren varios procesos metabólicos básicos. La deshidratación continuada ocasiona la desorganización del protoplasma y la muerte de muchos organismos. Sin embargo, las semillas, las células de musgos secos y líquenes resisten condiciones desfavorables por años, reasumiendo rápidamente su actividad cuando son humedecidos y encuentran las condiciones favorables.

Todo cultivo requiere de un volumen determinado de agua para crecer, desarrollarse y producir, pero no toda el agua que se aplica en un riego, o que es aportada por las lluvias, es utilizada por ellos. Para lograr el máximo aprovechamiento del agua es esencial conocer algunos factores ambientales, como el suelo y el clima, donde la planta se desarrolla.

La planta absorbe el agua desde suelo por sus raíces. Ambos, suelo y planta, están sometidos a los efectos de la lluvia, el sol y viento, que generan un mayor o menor grado de evaporación desde el suelo y transpiración de las plantas. Este proceso se conoce como evapotranspiración.

## **FUNCIONES DEL AGUA EN LA PLANTA**

Fisiológicas puede resumirse en funciones principales.

El agua es importante cuantitativamente ella constituye el 80-90 % del peso fresco de muchas plantas herbáceas y más del 50% del peso fresco de las plantas leñosas. El agua es parte importante del protoplasma, como también de las proteínas y moléculas de lípidos; una reducción en el contenido de agua en estos componentes de la célula, por debajo de un nivel crítico causa cambios en la estructura celular y finalmente la muerte.

## **ESTRUCTURA Y PROPIEDADES DEL AGUA**

Las propiedades del agua radican en su estructura molecular, que difiere de compuestos hidruros tales como  $H_2S$ ,  $H_2Se$  y  $H_2Te$ , pertenecientes al grupo VI A de la Tabla Periódica, al que pertenece el oxígeno (Tabla I).

**Tabla 1: Propiedades del agua en relación con los hidruros.**

<b>Propiedades periódicas de los hidruros del grupo VI A en comparación con el agua.</b>			
<b>Compuesto</b>	<b>Peso Molecular</b>	<b>Punto de Congelación °C</b>	<b>Punto de Ebullición °C</b>
<b><math>H_2Te</math></b>	129,63	-51	-4
<b><math>H_2Se</math></b>	80,98	-64	-42
<b><math>H_2S</math></b>	34,08	-83	-62
<b><math>H_2O</math></b>	18,02	0,0	+100

Es el solvente universal. Existen muy pocas sustancias que no sean solubles en agua. La molécula de agua está formada por dos átomos de hidrógeno (H) unidos a un átomo de oxígeno (O) por dos enlaces covalentes.

Debido a la fuerte atracción del núcleo de oxígeno por el hidrógeno, los electrones de los átomos de hidrógeno se distorsionan, dejando la región alrededor de estos con una carga parcial positiva. El ángulo de enlace entre los hidrógenos es de  $105^\circ$ . El átomo de oxígeno atrae con más fuerza los electrones de cada enlace, concentrando una carga parcial negativa. El resultado es que la molécula de agua aunque tiene una carga neutra, presenta una distribución asimétrica de sus electrones, lo que la convierte en una **molécula polar**. Por eso la molécula de agua se comporta como un **dipolo**, con una fuerte separación de carga positiva y negativa. Debido a la polarización, el agua comparte sus hidrógenos con el oxígeno de otras moléculas de agua, lo que produce una atracción dipolo-dipolo denominada **enlace de hidrógeno**.

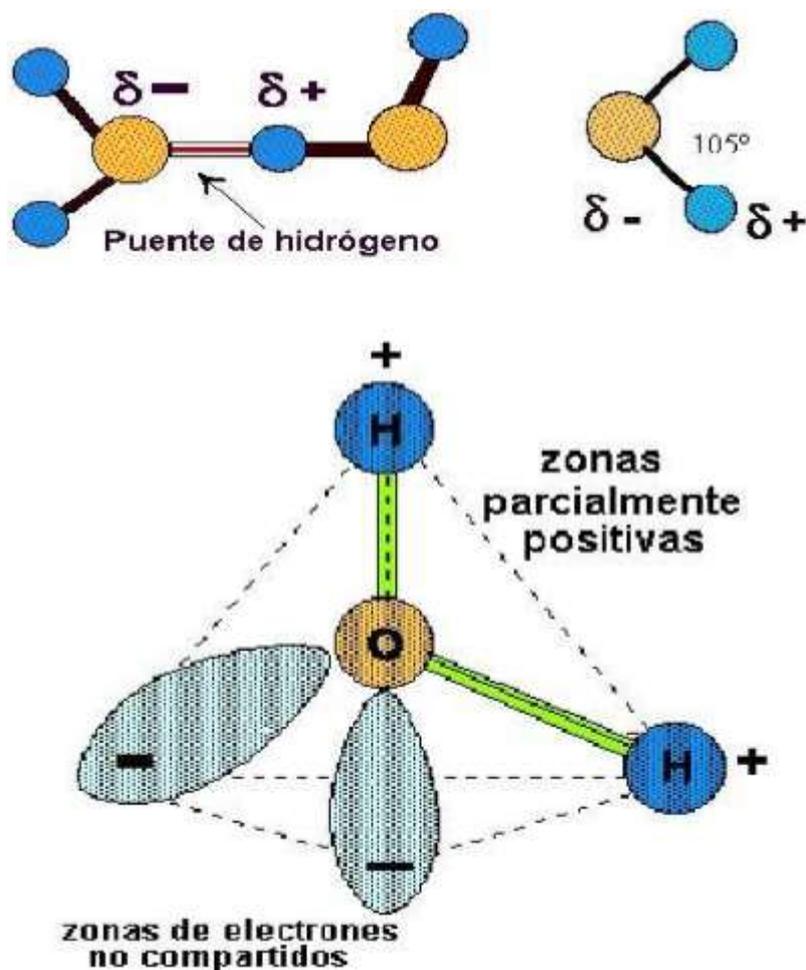


Figura 42.- Ilustración de los componentes del agua

La fuerza de un enlace de hidrógeno entre moléculas de agua es aproximadamente  $4 \text{ Kcal.mol}^{-1}$ . Un grupo de moléculas de agua describe un tetraedro alrededor del oxígeno, en la que la parte positiva de una molécula de agua se orienta hacia la parte negativa de una molécula de agua vecina.

Las propiedades extraordinarias de la molécula de agua, están dadas por la formación de enlaces o puentes de hidrógeno. Por ejemplo, el agua tiene una alta tensión superficial causada por la cohesión de las moléculas de agua, lo que mantienen las moléculas unidas con mucha fuerza. Así mismo, el agua tiene un calor específico elevado de  $1^\circ\text{C/g H}_2\text{O}$  (el calor específico, es la cantidad de calor necesaria para elevar un grado centígrado un gramo de agua), tiene un elevado calor latente de vaporización de 582 calorías x gramo a  $25^\circ\text{C}$  (calor latente de vaporización, es la cantidad de calor requerida para convertir un gramo de agua en un gramo de vapor) y un calor latente de fusión alto que a  $0^\circ\text{C}$  es de 80 calorías (calor latente de fusión, es la cantidad de calor necesaria para convertir un gramo de sólido, en su punto de congelación en un gramo de líquido a la misma temperatura).

El agua se hace menos densa cuando se congela. El agua líquida se contrae al enfriarse, pero cuando alcanza los  $4^\circ\text{C}$  se dilata. Esto cae en el ámbito de la experiencia diaria. Sabemos que los cubitos de hielo flotan en un vaso de agua y que los témpanos de hielo flotan en los océanos. Si el agua no se dilatara al congelarse, continuaría congelándose a partir del fondo, impidiendo la vida en el fondo del mar; sin embargo al comportarse como lo hace el agua más densa a  $4^\circ\text{C}$  se hunde, desplazando el agua más fría hacia la superficie, permitiendo la vida en el mar.

## IMBIBICIÓN

Las moléculas de agua se adhieren debido a la atracción de los dipolos, como resultado de esto se pueden adherir a superficies cargadas positivamente o negativamente. La mayoría de las sustancias orgánicas como la celulosa tienden a desarrollar cargas cuando están mojadas y de este modo atraen las moléculas de agua. La adhesión de las moléculas de agua es **responsable de la imbibición o hidratación**. La imbibición es el movimiento de las moléculas de agua en sustancias como la madera o la gelatina, las que aumentan de volumen por la hidratación. Las semillas hidratadas pueden aumentar varias veces su volumen, gracias a la imbibición.

La cohesión, adhesión y la tensión superficial dan como resultado el fenómeno de capilaridad, que consiste en el movimiento ascendente de agua en tubos de vidrio capilares. Los elementos conductores del xilema forman capilares finos, que bajo ciertas condiciones pueden mover agua en forma ascendente en un trozo de madera seca. Sin embargo el agua en elementos del xilema funcionales forma una columna continua desde la raíz a la hoja. El movimiento de agua en el xilema difiere del movimiento de agua en tubos capilares. Las paredes celulares de las plantas retienen aguas con una tensión de 1,5 a 15 MPa (15 a 150 atm), lo que depende de la densidad de las fibrillas de celulosa.

## MOVIMIENTO DEL AGUA

Las moléculas de agua se encuentran en un movimiento continuo al azar. Como resultado de este movimiento migran las moléculas por **difusión**. La difusión es un proceso muy importante para los organismos vivos. La fotosíntesis depende de la difusión de agua y CO<sub>2</sub>; así mismo la de vapor de agua por transpiración es un proceso difusivo. La absorción de los minerales de la solución del suelo por las raíces en parte depende de la difusión; así mismo todo el proceso químico, incluyendo los catalizados por enzimas dependen de colisiones producidas por moléculas que difunden.

La difusión se puede definir como el movimiento espontáneo de partículas como consecuencia de su energía térmica desde áreas de elevada concentración a áreas de baja concentración.

En un sentido general, la energía molecular de una sustancia (asumiendo que no hay enlaces químicos u otras formas extrañas de energía) se debe a la energía cinética de sus moléculas debido su movimiento y a las fuerzas electrostáticas (fuerzas de van der Waals o interacción de van der Waals que es la suma de todas las fuerzas atractivas o repulsivas, que no sean fuerzas debidas a ligaciones covalentes entre moléculas) entre partículas adyacentes. A diferencia de lo que ocurre en un gas, en donde las moléculas tienen una cierta libertad para moverse, en un líquido están muy próximas formando combinaciones intermoleculares que restringen su movimiento. Sin embargo, algunas partículas (cuyo número depende de la temperatura) pueden moverse al azar, siguiendo una trayectoria rectilínea, hasta que topan con otra partícula. Cuando esto ocurre, parte de la energía cinética es transferida al miembro menos activo. La consecuencia de todo ello es que hay una distribución bastante uniforme de la energía cinética entre todas las partículas que constituyen una solución homogénea.

La energía cinética de una partícula en movimiento viene determinada por la ecuación siguiente:

$$KE = \frac{mV^2}{2}$$

Donde m = masa de la partícula V = velocidad lineal

La velocidad está directamente relacionada con la temperatura, factor este que no tendremos aquí en cuenta dado que los procesos fisiológicos se efectúan a la temperatura de 37°C.

Esto explica porque, en una solución acuosa de glucosa, las moléculas de glucosa que son unas 10 veces más pesadas que las de agua, se mueve unas tres veces más lentamente.

Por otra parte, cuanto más denso sea el medio, más probabilidades hay que una partícula se tope con otra al moverse. Por esta razón, a igualdad de otras

condiciones, la velocidad lineal neta de una partícula es inversamente proporcional a la densidad del medio.

Estos factores tienen una relevancia fisiológica importante. Excepto en los pulmones, los procesos de difusión en el organismo tienen lugar en medio líquido, ya que incluso estructuras aparentemente sólidas como las membranas actúan como si fueran líquidos. Así, partículas solubles en lípidos que son demasiado grandes para pasar a través de los canales acuosos que penetran la membrana son capaces de pasar de un lado a otro. Para llevar a cabo este proceso, las partículas se disuelven en el centro lipóide de la membrana, difunden hacia el lado opuesto y vuelven a entrar en la fase acuosa. Como el interior de la membrana es más denso que la fase acuosa, la velocidad de difusión a través de la misma es considerablemente más lenta que a ambos lados de la membrana y, en consecuencia se pueden establecer gradientes de concentración.

El proceso de difusión se ilustra separando dos soluciones de sucrosa mediante una membrana permeable. Al estar más concentrada la solución A, hay una mayor probabilidad de que, al moverse al azar, alguna de las moléculas de A pase a B que al revés. Aunque las moléculas de azúcar pueden cruzar la membrana permeable en ambas direcciones, el movimiento neto será pasar de la zona de concentración más alta a la zona de concentración más baja. Debe observarse también, que las moléculas de agua, más abundantes en la solución B tienden a pasar a la solución A. La velocidad de difusión de partículas fue formulada en 1855 por el biofísico Fick y se conoce como **ley de Fick**. En su forma simplificada, esta ley se formula:

$$Q = - (dc/dx) AD$$

Donde Q = la velocidad de paso del soluto (mg/seg) perpendicularmente a la interfase  $dc/dx$  = gradiente de concentración (cambio de concentración en mg/ml a lo ancho de la interfase (cm) que separa las dos soluciones A = área de la interfase (cm<sup>2</sup>) D = coeficiente de difusión (cm<sup>2</sup>/seg)

El coeficiente de difusión depende de la temperatura y de las propiedades de la sustancia que difunde y de la naturaleza del medio (interfase) a través de la cual se realiza la difusión. El signo negativo simboliza que el paso de materia tiene lugar "cuesta-abajo" es decir, desde la solución más concentrada a la menos concentrada.

Dado que la fisiología estudia la difusión a través de membranas, se puede introducir en la ecuación anterior el ancho de la membrana (equivalente al término dx) como parte del coeficiente de difusión, originándose la constante de permeabilidad:

$$P = D/d$$

Donde d = grueso de la membrana (para las membranas biológicas se asume usualmente un espesor de 75 Amstrongs) P = constante de permeabilidad (cm/seg).

Cuando se sustituye la constante de permeabilidad en la ecuación 1-2 y se asume que la disminución de la concentración de la sustancia que difunde es lineal a medida que cruza la membrana, la **ley de Fick** se formula.

$$Q = -PA ([C_1] - [C_2])$$

Donde C1 y C2 son las concentraciones del soluto a ambos lados de la membrana.

Esta relación entre las concentraciones del soluto a ambos lados de la membrana y su velocidad de difusión tiene una importancia particular en la microcirculación ya que constituye el mecanismo subyacente de intercambio de nutrientes y metabolitos en el lecho capilar. También es importante destacar que la difusión sólo tiene relevancia cuando se trata de distancia muy cortas ya que su efectividad disminuye proporcionalmente al cuadrado de la distancia. Como resultado de esto, un equilibrio puede conseguirse en segundos si la distancia es de micras, pero puede subir a varias horas si la distancia de difusión se incrementa a milímetros

**Difusión.** Es el movimiento de moléculas a lo largo de un gradiente de concentración, debido a la agitación térmica aleatoria. Es el movimiento de moléculas de zonas de mayor concentración a zonas de menor concentración, hasta que se alcanza la condición de equilibrio, se puede definir también como el movimiento neto de moléculas de regiones de alta energía libre hacia regiones de energía libre baja.

Sí se produce un cambio en la energía libre cuando el proceso va de G1 a G2, esto es si  $G_2 - G_1 = -$  el proceso ocurre espontáneamente. La disminución en la energía libre está relacionada a un aumento en la entropía o desorden molecular, que es la fuerza que mueve la difusión.

- **Ley de difusión de Fick.** La velocidad a la cual una sustancia difunde a través de un área, depende no solamente del tamaño y forma de la molécula, sino también del gradiente de concentración de la sustancia. Esta idea quiere decir que a medida que disminuye la distancia, aumenta la velocidad de difusión, el gradiente se expresa como  $-dC/dx$ , donde C es la concentración (moles/litro) y x es la distancia (cm). Si dejamos que  $dm/dt$  represente la velocidad a la que m moles de soluto cruce la barrera o plano de referencia (A), en un tiempo t (seg), la Primera Ley de Fick se puede escribir de la siguiente forma donde

$$\frac{dm}{dt} = -D.A. \frac{dC}{dx}$$

**D** es el coeficiente de difusión,  
o tasa de difusión específica

**A** es el área de la membrana  
( $cm^2$ )

El **signo negativo** se debe a  
que la difusión se realiza de

mayor a menor concentración.

A este nivel es importante definir el concepto de gradiente de concentración para poder entender el proceso de difusión. Por definición, un gradiente es la diferencia de concentraciones entre dos puntos específicos. Necesariamente no necesitan ser dos diferencias de concentraciones, pero puede ser una diferencia de presiones (en el caso de un gas) o cualquier otro parámetro indicador de energía libre. Por ejemplo si comenzamos con una fuente, con una concentración de  $12\text{g H}_2\text{O L}^{-1}$  y un sumidero de  $4\text{g L}^{-1}$ , la diferencia de concentraciones entre la fuente y el sumidero debe ser la diferencia .

$$=C_1 - C_2 = 12 - 4 = 8$$

Para definir un gradiente se debe conocer la distancia entre  $C_1$  y  $C_2$  en centímetros. Si por ejemplo la distancia que separa  $C_1$  de  $C_2$  fuera de  $5\text{cm}$ , el gradiente sería la concentración a  $C_1$  menos la concentración a  $C_2$  dividida por la distancia ( $x$ ), de  $5\text{ cm}$ :

$$C_1 - C_2/x = 12 - 4/5 = 1,6\text{ g.L}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}.$$

La difusión depende de la temperatura, ya que al aumentar la temperatura, aumenta el movimiento molecular y la energía cinética.

El coeficiente de difusión ( $D$ ), es una constante para cada sustancia que difunde a través de una membrana a una temperatura determinada. Cuando se comparan diferentes sustancias, se encuentra que moléculas pequeñas difunden más rápidamente que las grandes. **La difusión es inversamente proporcional al tamaño molecular:**

$D \propto 1/\text{tamaño molecular}$ ; podemos decir también que para moléculas pequeñas, la difusión es inversamente proporcional a la masa:  $D \propto 1/\text{masa}$ .

Para moléculas grandes y partículas coloidales se cumple que la difusión es inversamente proporcional al radio:  $D \propto 1/\text{radio}$ . Las partículas coloidales de un gran radio molecular, como las proteínas difunden lentamente.

El coeficiente de difusión ( $D$ ) varía inversamente con la densidad de materiales diferentes. Mientras más densa sea una sustancia, más lenta es su difusión. Si se comparan gases, se puede aplicar la ley de Graham, en la que las densidades relativas se estiman mediante las raíces cuadradas de los pesos moleculares de las sustancias que difunden.

- **Ley de difusión de Graham.** La velocidad de difusión de dos gases es inversamente proporcional a las raíces cuadradas de sus densidades; ya que los pesos moleculares de los gases a la misma temperatura son proporcionales a sus densidades. Las velocidades de difusión vienen dada por la ecuación siguiente:

$$\frac{V_1}{V_2} = \frac{\sqrt{M_2}}{\sqrt{M_1}}$$

Donde  $M_1$  y  $M_2$  son los pesos moleculares

El vapor de agua ( $M_1 = 18\text{g.Mol}^{-1}$ ) puede difundir más rápido que el  $\text{CO}_2$  ( $M_2 = 44\text{g.Mol}^{-1}$ ). La velocidad relativa de difusión para el agua comparada con el anhídrido carbónico es:

$$\frac{\sqrt{44}}{\sqrt{18}} = 1,56$$

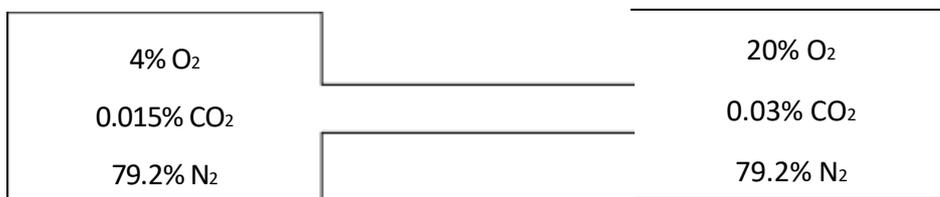
Resumiendo podemos decir que la difusión depende de la temperatura, del gradiente de concentración, del tamaño molecular y de la permeabilidad de la membrana a la sustancia a difundir, en otras palabras de la solubilidad de la sustancia a difundir en la membrana.

La velocidad de difusión disminuye con la duración del proceso y la distancia afectada por la difusión ( $x$ ) es proporcional a la raíz cuadrada del tiempo: (2ª. ley de la difusión de Fick). Así, e.g., el colorante fluoresceína se difunde en agua (a una temperatura dada y con un gradiente determinado) hasta 87mm en un segundo, en un minuto (60 segundos) alcanza 674 en una hora unos 5,2mm y en un año sólo unos 49cm. Dentro de las dimensiones de la células vegetales, la rapidez de difusión es considerable a cortas distancias, pero es muy lenta a distancias grandes. Para que la fluoresceína alcance el extremo de una hoja de maíz de un metro requiere 4,2 años. Lo que es un tiempo considerable asumiendo que la planta de maíz vive unos tres meses.

**Después de analizar estos ejemplos numéricos, podemos concluir que la difusión es efectiva en dimensiones celulares, pero es inefectiva a grandes distancias.**

## PREGUNTAS

1. ¿En qué consiste el mecanismo de la difusión?
2. Determinar la velocidad de difusión a  $45^\circ\text{C}$  y  $82^\circ\text{C}$  de las siguientes partículas:  $\text{CO}_2$ ,  $\text{N}_2$ ,  $\text{CH}_4$ ,  $\text{O}_2$ .
3. Indicar la dirección de difusión que registrarán los siguientes gases:  $\text{CO}_2$ ,  $\text{N}_2$ ,  $\text{O}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  en el siguiente sistema.



4. Compare la velocidad de difusión del  $\text{H}_2$  con el  $\text{CH}_4$ , suponiendo que la velocidad del  $\text{H}_2$  es la unidad.
5. Determine la velocidad de difusión de una partícula a  $55^\circ\text{C}$ , si a  $30^\circ\text{C}$  es de 1787 m/s.

6. Determinar cuál de estos colorantes tiene mayor velocidad de difusión si todas ellas registran igual concentración: Crisoidina Y (PM 248), Eosina (PM 691), Rojo de Congo (PM 697), Eritrosina (PM 897).

**Flujo de masas.** Es el flujo de agua que ocurre en el xilema como resultado de una diferencia de presiones. El flujo a través de un tubo depende del gradiente de presiones entre los extremos del tubo, el radio del tubo y la viscosidad del fluido. A medida que el radio se duplica, la velocidad de flujo aumenta por un factor de  $8$ ; de tal forma que el flujo en tubos anchos es mucho mayor que en los de menor diámetro. Los tubos de mayor diámetro son más susceptibles de sufrir **embolia y cavitación**, por la formación de burbujas de aire y el rompimiento de las columnas de agua. Esto se debe a que la columna líquida en el xilema se encuentra sometida a **tensiones (hipopresión)**, producidas por las fuerzas de transpiración, en lugar de presiones producidas desde la parte de abajo por la presión radical. Es por ello que el movimiento de agua en el xilema se denomina corriente de transpiración.

## ÓSMOSIS Y PRESIÓN OSMÓTICA

**ÓSMOSIS.** Es una forma especial de difusión, en la que el solvente agua se mueve a través de una membrana de permeabilidad selectiva, de una zona de potencial hídrico alto a una zona de potencial hídrico bajo. En el caso de movimiento de agua al interior de una célula vegetal, la ósmosis implica una combinación de difusión a través de la bicapa de la membrana y flujo de masas a través de los poros de la membrana. Esos poros están formados por **acuaporinas**, proteínas integrales que forman canales selectivos al agua a través de la membrana. **La ósmosis es un proceso pasivo, por lo tanto no utiliza energía metabólica.**

Si tenemos dos disoluciones acuosas de distinta concentración separadas por una membrana selectivamente permeable (deja pasar el agua pero no el soluto), se produce el fenómeno de la ósmosis que sería un tipo de difusión pasiva caracterizada por el paso de agua a través de la membrana semipermeable desde la solución más diluida (hipotónica) a la más concentrada (hipertónica), la difusión continuará hasta que las dos soluciones tengan la misma concentración (isotónicas o isoosmóticas).

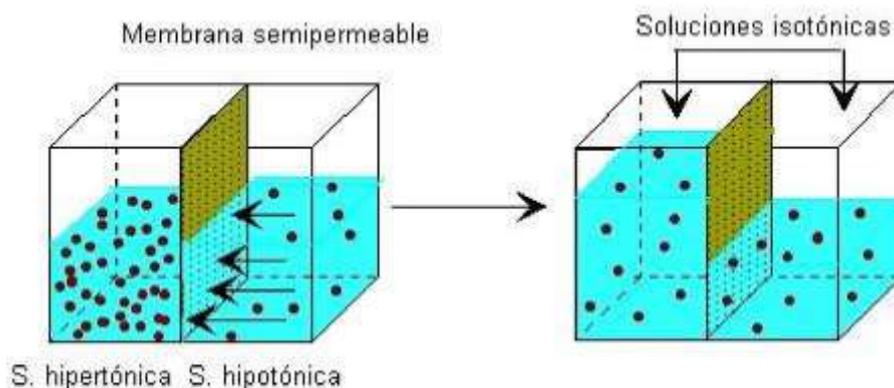


Figura 43.- Movimiento del agua por ósmosis

Por ósmosis se conoce al fenómeno de difusión de agua a través de una membrana semipermeable (conocidas también como de permeabilidad diferencial o de permeabilidad selectiva).

Ejemplos de ese tipo de membrana son la membrana celular, como así también productos como los tubos de diálisis y las envolturas de acetato de celulosa de algunas salchichas.

*La presencia de solutos decrece el potencial de agua de una sustancia, por lo tanto existe más agua por unidad de volumen en un vaso de agua corriente que en el volumen equivalente de agua de mar.*

En una célula, que posee organelas y moléculas grandes, la dirección del flujo del agua es, generalmente, hacia el interior de la célula. Si observa la animación, podrá ver que en compartimentos separados por una membrana semipermeable, cuando disminuye la concentración de solutos (en la animación las partículas rojas simulan proteínas), en uno de ellos, el agua se moverá desde allí hacia el compartimiento con alta concentración del soluto o, en otras palabras desde el compartimiento con potencial de agua alto al compartimiento con potencial de agua bajo.

La presión osmótica se define como la presión hidrostática necesaria para detener el flujo neto de agua a través de una membrana semipermeable que separa soluciones de composición diferente. La presión osmótica ( $p$ ) está dada por:

Donde  $p$  es presión osmótica medida en atmósferas (atm),  $R$  la constante de los gases,  $T$  la temperatura absoluta y  $DC$  la diferencia de las concentraciones de solutos a ambos lados de la membrana.

La presión osmótica es una propiedad de tipo coligativa, es decir, depende del número de partículas. Así por ejemplo una solución de NaCl 0,5 M, si estuviera totalmente dissociada en  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$ , sería equivalente a una solución de glucosa 1M. Las soluciones hipertónicas son aquellas, que con referencias al interior de la célula, contienen mayor cantidad de solutos (y por lo tanto menor potencial de agua). Las hipotónicas son aquellas, que en cambio contienen menor cantidad de solutos (o, en otras palabras, mayor potencial de agua). Las soluciones isotónicas tienen concentraciones equivalentes de solutos y, en este caso, al existir igual cantidad de movimiento de agua hacia y desde el exterior, el flujo neto es nulo. Las células animales se hinchan cuando son colocadas en soluciones hipotónica, algunas como los eritrocitos terminan estallando debido al agua que penetra en ellas por flujo osmótico (se lisan),

Una de las principales funciones del cuerpo de los animales es el mantenimiento de la isotonicidad del plasma sanguíneo, es decir un medio interno isotónico. Esto elimina los problemas asociados con la pérdida o ganancia de agua desde y hacia las células. Estamos hablando por supuesto de una de las claves de la homeostasis.

A diferencia de las células animales, las células de bacterias y plantas están rodeadas por una pared celular rígida, en este caso Cuando se encuentran en un medio hipotónico, el agua que penetra por flujo osmótico genera una *presión de turgencia* que empuja al citosol y la membrana plasmática contra la pared celular. En cambio en soluciones hipertónicas las células se retraen, separándose la membrana de la pared celular como consecuencia de la pérdida de agua por flujo osmótico (fenómeno conocido como plasmólisis).

Organismos unicelulares como *Paramecium*, y otros organismos de vida libre en agua dulce, tienen el problema de que son usualmente hipertónicos con relación a su medio ambiente. Por lo tanto el agua tiende a fluir a través de la membrana hinchando a la célula y eventualmente rompiéndola, hecho molesto para cualquier célula. Una vacuola contráctil es la respuesta del *Paramecium* a este problema, si bien el bombear agua hacia exterior de la célula requiere energía ya que trabaja contra un gradiente de concentración.

## **PRESIÓN OSMÓTICA.**

Es la presión hidrostática que se debe aplicar a una solución que se halla separada del solvente puro por una membrana semipermeable, para impedir la ósmosis. Podemos decir también, que la presión osmótica es la presión hidrostática extra que se debe aplicar a la solución para que su potencial hídrico sea igual al del agua pura.

La presión osmótica de una solución diluida se puede calcular por la ecuación:

$$P_0 = C \cdot R \cdot T \quad \text{Donde:}$$

$P_0$  = presión osmótica;  
 $C$  = presión osmótica;  
 $R$  = 0,082 lt atm. °K. ;  
 $T$  = t °C + 273°K.

## **SOLUCIONES ISOTÓNICAS, HIPOTÓNICAS E HIPERTÓNICAS.**

Las membranas biológicas están formadas por una bicapa lipídica que contiene proteínas integrales y periféricas. Se caracterizan por ser semipermeables o selectivamente permeables, esto significa que permiten el paso libre de agua y sustancias de bajo peso molecular sin carga a través de ellas, más fácilmente que el movimiento de sustancias cargadas y grandes moléculas de soluto.

Las soluciones **isotónicas** tienen una concentración de soluto igual a la del citoplasma celular, por lo que los potenciales hídricos son iguales, la célula se encuentra en equilibrio osmótico con el medio.

Una solución **hipotónica** tiene una concentración de soluto menor que el citoplasma celular, por lo que la célula absorbe agua y se hincha, aumentando la presión de turgencia, que es una presión hidrostática que se ejerce sobre la pared celular.

Una solución **hipertónica** tiene una concentración de soluto mayor que el citoplasma celular, por lo que tiene un potencial hídrico menor que el del contenido celular. La célula pierde agua, la membrana se retrae separándose de la pared y la células se vuelve flácida, **se dice que la célula se ha plasmolizado**. En la figura siguiente se observan los fenómenos descritos.

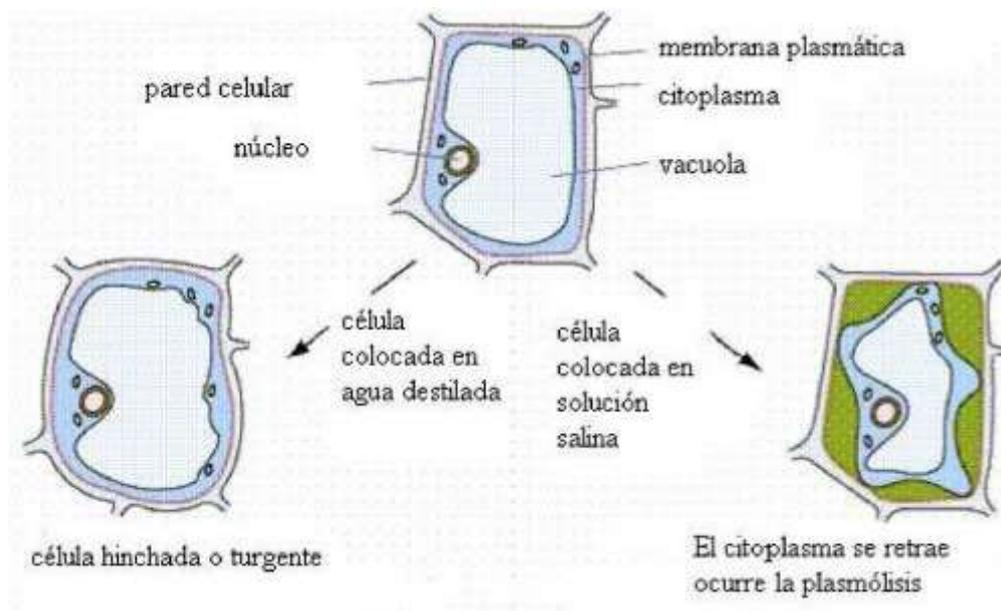


Figura 44.- Turgencia y plasmólisis

La presión es una fuerza por unidad de área ( $P=F/A$ ), de tal forma que la presión osmótica generada en la célula resultante de la ósmosis, produce una presión hidrostática sobre las paredes celulares denominada: presión de turgor ( $P_t$ ). El turgor en las plantas da lugar al crecimiento, movimientos y otras respuestas como la apertura de los estomas. Desde que las fuerzas se desarrollan en pares, acordémonos de la Tercera Ley de Acción y Reacción de Newton, que dice que las fuerzas reales existen en partes iguales en magnitud y opuestas en dirección, desde el exterior de la célula se ejerce una presión en sentido contrario, pero con la misma magnitud que se llama presión parietal ( $P_p$ ). Cuando se alcanza la condición de equilibrio, no ocurre difusión neta de agua al interior de la célula y las tres presiones se igualan:

$P_0 = P_t = P_p$ . Sin embargo en cualquier otra condición que no sea la de equilibrio,  $P_t = P_p$  pero ambas son diferentes a la presión osmótica,  $P_0$ .

## RELACIONES ENERGÉTICAS.

La ósmosis ocurre siempre de una zona de alto potencial químico del solvente a otra de bajo potencial químico o en otras palabras de soluciones diluidas hacia soluciones concentradas, separadas por una membrana semipermeable.

**Endósmosis** (ósmosis hacia dentro del sistema) ocurre si el agua en la solución externa está a un potencial químico más alto que la interna, el agua se mueve hacia el interior de la célula. La **exósmosis** (ósmosis hacia fuera del sistema) ocurre si el agua interna está a un potencial químico mayor que el agua externa, el agua se mueve hacia fuera de la célula.

### Factores que afectan el potencial químico del agua

El potencial químico del agua es afectado por tres factores:

- 1. Temperatura.** Al aumentar la temperatura aumenta el potencial químico del agua, ya que ésta es una medida de la energía cinética de las moléculas.
- 2. Presión.** La presión aumenta el potencial químico del agua, ya que aumenta su energía libre.
- 3. Concentración.** Al aumentar la concentración de soluto disminuye el potencial químico del agua, ya que la atracción entre soluto y solvente disminuye la energía libre de las moléculas de agua.

El efecto del soluto sobre la energía libre del solvente se puede demostrar estudiando los cambios en las propiedades coligativas de las soluciones, ya que estas dependen de la energía libre de las moléculas de solvente.

**Tabla 2.- Propiedades del agua en relación a solución uno mola de glucosa.**

Efecto de disolver 180g de glucosa en 1000g de agua (solución uno mola de glucosa)			
Propiedad coligativa	Agua	Solución 1 mola	Efecto de la glucosa sobre la propiedad
Presión de vapor	17,5 mm Hg a 200 C	17,2 mm Hg	Disminuye
Punto de congelación	0° C	- 1,86°C	Disminuye
Punto de ebullición	100° C	100.51°C	Aumenta
Presión osmótica	0 atm	24 atm	Aumenta
Potencial hídrico	0 joules/g	- 2.4 joules/g	Disminuye

El efecto de añadir un soluto al agua disminuye la energía libre del agua. El cambio en la energía libre del agua producido por el soluto se denomina potencial osmótico de la solución.

### Potencial osmótico y potencial hídrico

**Potencial osmótico** . Es la variación en el potencial hídrico resultante de la presencia de solutos. Es equivalente a los valores de la presión osmótica ( $P_0$ ) con signo negativo.

$$(\psi = - P_0).$$

En la célula . es siempre negativo.

Cuando se diluye una solución el valor de aumenta, hasta alcanzar el valor de cero a dilución infinita.

**Potencial hídrico** . Es el potencial químico del agua en un sistema o parte de un sistema, expresado en unidades de presión y comparado con el potencial químico del agua pura, a la presión atmosférica y a la misma temperatura y altura, con el potencial químico del agua tomado como referencia e igual a cero. Matemáticamente se puede expresar de la siguiente forma:

$$\psi = (\mu_w - \mu_w^*) / V_w$$

Donde:

$\psi$  = potencial hídrico

$\mu_w$  = potencial químico del agua en el sistema estudiado

$\mu_w^*$  = potencial químico del agua pura a la presión atmosférica y a la misma temperatura que el sistema estudiado

$V_w$  = volumen molar parcial del agua ( $18 \text{ cm}^3 \cdot \text{Mol}^{-1}$ ).

**La importancia del potencial hídrico es que indica la dirección de la ósmosis. Se puede expresar también de la siguiente manera :**

$$\psi = \psi_0 + P_p$$

Donde:

$\psi_0$  = potencial osmótico

$P_p$  = presión parietal

La ósmosis se realiza siempre de una región de potencial hídrico alto (valores negativos pequeños de ) a una región de bajo potencial hídrico (valores negativos grandes). Por ejemplo, la ósmosis ocurrirá desde una célula A con un valor  $\psi = - 3\text{atm}$ . a una célula B con un valor  $\psi = - 4\text{atm}$ .

Cuando una solución se encuentra a presión atmosférica  $P_p = 0$  y  $\psi = \psi_0$ . El potencial hídrico es siempre negativo y alcanza un valor máximo de cero para

el agua pura: agua pura = **0**. Cuando se ponen en contacto dos células que

tienen el mismo potencial hídrico, no se produce un movimiento neto de agua, ni hacia dentro ni hacia fuera, por lo que las células se mantienen en equilibrio.

La unidad en que se expresa el potencial hídrico es: 1atm. = 1,01bar o 0,1MPa (Mega Pascal).

El **potencial hídrico** hace referencia a la energía potencial del agua, o sea, la energía libre que poseen las moléculas de agua para realizar trabajo. Cuantifica la tendencia del agua de fluir desde un área hacia otra debido a ósmosis, gravedad, presión mecánica, o efectos mátricos como la tensión superficial. Es un concepto generalmente utilizado enfisiología vegetal que permite explicar la circulación del agua en las plantas; como así también en los animales y el suelo. Se representa comúnmente con la letra griega ( $\Psi$ ).

El potencial hídrico está constituido por varios potenciales que influyen sobre el movimiento del agua, que pueden actuar en las mismas o diferentes direcciones. Dentro de complejos sistemas biológicos, éstos factores de potencial juegan un rol de importancia. Por ejemplo, la adición de solutos al agua disminuye su potencial hídrico, haciéndolo más negativo, como también un incremento en la presión aumenta su potencial, haciéndolo más positivo. Si es posible, el agua fluiría desde un área de alto potencial hídrico hacia un lugar con potencial menor. Un ejemplo muy común es el agua que contiene sal disuelta, como el agua de mar o la solución dentro de células vivas. Estas soluciones generalmente tienen potenciales hídricos negativos, en relación al agua pura de referencia (con potencial igual a cero). Si no hay ninguna restricción en el movimiento, las moléculas de agua fluirán desde el agua pura hacia el menor potencial hídrico de la solución. Este flujo continúa hasta que la diferencia en el potencial soluto se equilibre con otra fuerza, como puede ser, el potencial presión.

El potencial hídrico deriva del potencial químico del agua ( $\mu_w$ ) de manera que:

$\Psi = (\mu_w - \mu_w^0) / V_w(\text{MPa})$ , siendo  $\mu_w$  el potencial químico del agua,  $\mu_w^0$  el potencial químico del agua en condiciones estándar y  $V_w$  el volumen molar del agua.

El potencial osmótico es siempre negativo, mientras que la presión parietal ( $P_p$ ) y la presión de turgencia ( $P_t$ ) tienen valores positivos. La terminología de potencial hídrico fue introducida por Slatyer y Taylor en 1960, aunque previamente se utilizaron nombres como: presión de succión (SP), equivalente osmótico (E) y déficit de presión de difusión (DPD). Todos estos tienen valores positivos, de lo que hoy sabemos son negativos.

Por ejemplo: SP = - y DPD =-.

Vamos a analizar el siguiente ejemplo teórico, de dos células en contacto que tengan los valores que se muestran en la tabla siguiente:

**Tabla 3.- Para analizar el potencial hídrico.**

Célula A	Célula B
= - 20 bars	= - 16bars  $P_p = + 12$
¿Cuál es el potencial hídrico de las células A y B? ¿En qué dirección ocurre la ósmosis?.	

El potencial hídrico de la célula A es  $\Psi = - 14$ bars y el de la célula B es  $\Psi = - 4$ bars. La ósmosis ocurre de la célula B hacia la A.

¿Qué le sucede a una célula que se coloca en una solución hipertónica?  
¿Cómo son los valores de la presión de turgencia ( $P_t$ ) y del potencial hídrico?

Bajo esa condición sabemos que:  $\Psi = +P_p$ , de donde  $P_p = 0$  y  $P_t = 0$ , por lo tanto  $\Psi = 0$ . En una solución hipertónica el potencial osmótico es igual al potencial hídrico

¿Qué le ocurre a una célula cuando se coloca en un medio hipotónico? ¿Cómo son los valores del potencial hídrico, del potencial osmótico y de la presión parietal?

$\Psi = 0 + P_p$ , el potencial hídrico  $\Psi = 0$  y  $\Psi = -P_p$ . El potencial hídrico vale cero y el potencial osmótico es igual a menos la presión parietal.

¿Qué le ocurre a una célula que se coloca en un medio isotónico y cómo son los valores del potencial hídrico, del potencial osmótico y de la presión de turgencia?

El contenido celular se mantiene en equilibrio con el medio y el  $\Psi = 0$ , ya que la presión parietal es cero:  $P_p = 0$ , pero como  $P_p = P_t = 0$ , la presión de turgencia es cero.

En una célula completamente túrgida el potencial hídrico es cero ( $\Psi = 0$ ) y la presión parietal es igual al potencial osmótico con signo negativo ( $P_p = -$ ). En esta condición la célula no puede absorber más agua del exterior. Bajo la condición de flacidez completa de la célula o de plasmólisis incipiente, la presión parietal es cero ( $P_p = 0$ ) y el potencial hídrico se equipara al potencial osmótico ( $\Psi = \Psi_o$ ).

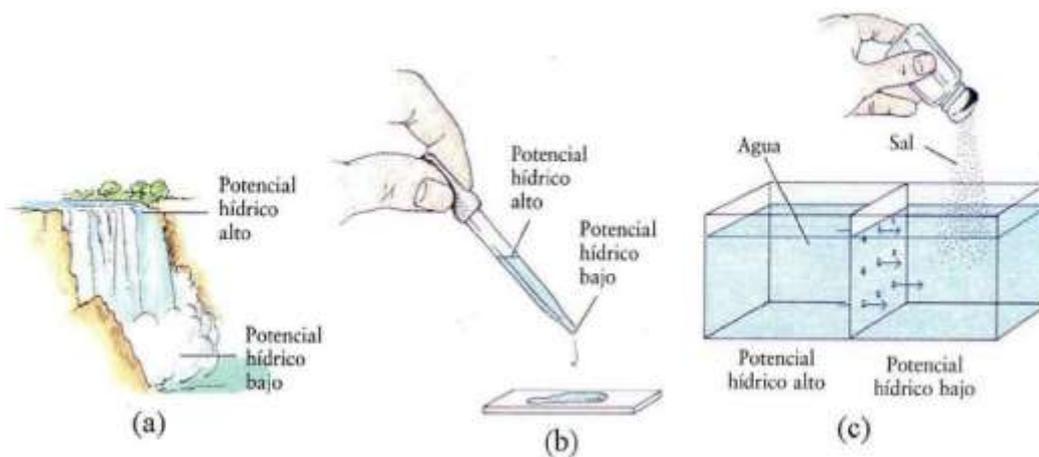
En el siguiente ejemplo se representan 7 células en contacto con valores en atmósferas de presión parietal y potencial osmótico. ¿Calcular los valores de  $\Psi$  y en qué sentido ocurre la ósmosis?

**Cuadro 4.- para expresar los resultados en Mega Pascal.**

1	2	3	4	5	6	7
<b>Pp 3</b>	6	12	9	12	11	13
<b>-10</b>	-12	-17	-13	-15	-13	-14

### Potencial químico del agua

El potencial químico del agua ( $\mu_w$ ) es la contribución, en julios por mol, a la energía libre total del sistema.  $\mu_w = G_w / n_w$  (J/mol), donde  $G_w$  es la energía libre del agua y  $n_w$  los moles de agua.



**Figura 45.- Demostraciones de potencial hídrico.**

A una masa de agua pura, libre, sin interacciones con otros cuerpos, y a presión normal, le corresponde un  $\mu_w$  igual a 0.

El concepto de potencial hídrico es de gran utilidad puesto que permite predecir cómo se moverá el agua bajo diversas condiciones.

### SIGNIFICADO DE LAS CANTIDADES OSMÓTICAS

El potencial hídrico permite predecir la dirección de la ósmosis, la que ocurre de un alto a un bajo potencial hídrico. Existe por lo tanto un gradiente con valores altos en la zona absorbente de las raíces de la planta y valores bajos en los órganos de la planta que pierden agua por transpiración (hojas). Esto se ilustra en el cuadro que se muestra a continuación.

**Tabla 5.- Potencial hídrico de la corteza interna de diferentes órganos de Parthenocissus tricuspidata (Vitaceae).**

Órgano	Potencial Hídrico (MPa)
<b>Pecíolo</b>	- 0,84
<b>Tallo ( a una altura de 225 cm)</b>	- 0,50
<b>Tallo ( a una altura de 35 cm)</b>	- 0,29
<b>Raíz ( parte vieja)</b>	- 0,24
<b>Raíz ( zona de absorción)</b>	- 0,16

**Tabla 6.- para resumir mediante el siguiente cuadro el significado de las cantidades osmóticas.**

Cantidad	Símbolo	Signo Celula Turgent	Significado	Mide
<b>Presión osmótica</b>	$P_o$	+	Fuerza por unidad de área para impedir la ósmosis	1. Máxima Pt y Pp teóricas 2. Mide concentración de solutos
<b>Potencial osmótico</b>		-	Potencial hídrico que resulta de los solutos	Grado de hidratación del protoplasma
<b>Presión de turgor</b>	Pt	+	Presión hidrostática instantánea que ejerce la pared sobre el protoplasto	Estira la pared celular y produce alargamiento si las paredes son plásticas
<b>Presión parietal</b>	Pp	+	Presión instantánea que ejerce la pared sobre el protoplasto	Aumenta la energía libre de las moléculas de agua
<b>Potencial hídrico</b>		-	Potencial químico del agua en el sistema menos el potencial químico del agua pura en condiciones normales	Indica dirección y velocidad de difusión relativa

La presión osmótica de una solución depende de la presencia de solutos disueltos. El potencial osmótico de la savia celular puede revelar el grado de hidratación del protoplasma. Si la concentración de solutos en la vacuola aumenta, su potencial osmótico disminuye y el agua se mueve desde el protoplasto hacia la vacuola, lo que resulta en la deshidratación del protoplasto.

Las células en una fase de crecimiento rápido y metabolismo activo, se caracterizan por una concentración baja del jugo vacuolar y una alta hidratación del protoplasma. Las células inactivas y en estado de latencia se caracterizan por una alta concentración de jugo vacuolar y una baja hidratación del protoplasma, esto se observa en semillas y en los tallos de plantas durante el período de invierno en la Zona Templada y de sequía en los Llanos Venezolanos donde la vegetación pierde las hojas.

La presión parietal aumenta el potencial hídrico del agua en la célula, lo que se traduce en un aumento en la tendencia de las moléculas de agua a escapar por exósmosis. En este mismo orden de ideas, la presión de turgor puede producir un estiramiento de la pared y en consecuencia un alargamiento celular. Las células de las plantas terrestres, donde el factor agua es limitante, no se encuentran en un estado de equilibrio, sino que continuamente pierden (evapotranspiración) y absorben agua dependiendo de las condiciones ambientales. La presión de turgencia y la parietal deben ser mucho menores que la presión osmótica de la savia vacuolar debido a la pérdida de agua hacia el medio. Las relaciones entre la presión parietal, el potencial osmótico y el potencial hídrico, se pueden ilustrar con mediciones realizadas en células de pecíolos de girasol durante los procesos de plasmólisis y expansión final cuando se colocan en agua. Todos los valores aumentan, pero el aumento de  $\Psi_p$  para cualquier incremento en el volumen celular es igual a la suma de  $\Psi_s$  y  $\Psi_p$ . Cualquier punto se obtiene aplicando:  $\Psi = \Psi_s + \Psi_p$

En éste caso, la célula como un todo se comporta como un osmómetro, debido a la presencia de la membrana celular que es semipermeable, como ejemplo podemos mencionar que las células guardianes que controlan la apertura y cierre de los estomas, se mueven por un mecanismo de tipo osmótico mediante cambios en la presión de turgencia. Podemos concluir que, cualquier organelo celular que esté rodeado por una membrana semipermeable, se comporta también como un osmómetro.

## **DETERMINACIÓN DE LAS CANTIDADES OSMÓTICAS**

Potencial osmótico.

1. Se puede calcular midiendo la plasmólisis incipiente, en otras palabras se determina la solución de un valor osmótico conocido que produce 50% de plasmólisis en el tejido estudiado.
2. Mediante la comparación que se realiza del tejido o de las células con soluciones de un valor osmótico conocido. Es conveniente determinar el potencial hídrico de una solución a partir de su concentración. Para soluciones diluidas se puede aplicar la ecuación siguiente

$$\pi = - C.R.T$$

Donde:

$\pi$  = potencial osmótico en bar o  
 Mega Pascal (MPa)  
**C** = concentración en moles/ litro **R**  
 = constante de los gases (0,082  
 litro. atm/ °K . mol  
**T**= Temperatura °K o grados  
 absolutos.

Cuando se quiere aplicar esta ecuación a electrolitos se debe multiplicar por el coeficiente de isotonicidad  $i$  (mide el promedio de partículas por molécula), teniendo en cuenta que las sales disueltas en agua disocian formando iones. La ecuación se transforma en:  $\pi = - i .C.R.T$  El valor de  $i$  para el NaCl es igual a 1,8 (medido), su valor teórico es  $i = 2$ . El CaCl<sub>2</sub> tiene un valor de  $i = 2,4$  (medido), mientras que el teórico es de 3.

### Vamos a considerar un ejemplo.

¿Calcular el potencial osmótico de una solución de glucosa 1,0 molar a 30°C?

Aplicamos la ecuación  $\pi = - C. R. T$   $\pi = - (1,0 \text{ M}). (0,082 \text{ l.atm.}^\circ\text{K}^{-1}.\text{Mol}^{-1}). (303 \text{ }^\circ\text{K}) = - 24,8 \text{ bar o } - 2,48 \text{ MPa}$

¿Calcular el potencial osmótico de la misma solución de glucosa a 10°C?

$$\pi = - (1,0 \text{ M}). (0,082 \text{ l.atm.}^\circ\text{K}^{-1}.\text{Mol}^{-1}). (283^\circ\text{K}) = - 23,2 \text{ bar o } - 2,32 \text{ MPa}$$

Concluimos que el potencial osmótico es menor a 10°C que a 30°C, por lo que el agua difundirá de la solución fría hacia la caliente si se colocan en celdas separadas por una membrana semipermeable.

¿Calcular el potencial osmótico de una solución 1,0 M de NaCl a 30°C  $i=1,8$ ?

$$\pi = - (1,8). (1,0 \text{ M}). (0,082 \text{ l.atm.}^\circ\text{K}^{-1}.\text{Mol}^{-1}). (303 \text{ }^\circ\text{K}) = - 44,64 \text{ bar o } - 4,46 \text{ MPa}$$

El efecto osmótico producido por la solución 1,0 M NaCl es 1,8 veces mayor que el de la solución de glucosa de la misma concentración y a la misma temperatura.

**El potencial osmótico** se puede determinar a partir de dos propiedades coligativas que son:

1. El descenso en el punto de congelación aplicando la ecuación  $\Delta T_f = - K_f m$  (bar), donde  $\Delta T_f$  = el descenso en el punto de congelación de la solución o de la

savia (comparado con el del agua pura). Cuando se determina el punto de congelación, se puede calcular el potencial osmótico.

2. El método de la presión de vapor. El tejido se coloca en un pequeño volumen de aire cerrado. El potencial hídrico del aire se pone en equilibrio con el del tejido, el cual tiene un cambio insignificante durante el proceso. Luego se determina el potencial hídrico del aire, midiendo su densidad (humedad) a una temperatura conocida. Si se conoce el valor de la humedad relativa (HR) se puede calcular el potencial hídrico. La humedad relativa es la cantidad de vapor de agua en el aire a una temperatura dada, comparada con la cantidad de vapor de agua que el aire puede contener a la misma temperatura.

Se puede expresar por la siguiente ecuación:

$$HR = \frac{P}{P_0} \times 100$$

Donde:

P = presión de vapor del agua a una temperatura dada.

P<sub>0</sub> = presión de vapor del agua pura a la misma temperatura.

La cantidad de humedad que el aire puede contener aumenta con la temperatura, por lo que la HR tiene significado solo si se conoce la temperatura.

$$\pi = -\frac{RT}{V^1} \ln \frac{P}{P_0}$$

Donde V<sup>1</sup> = al volumen de un mol de solvente (es lo mismo que V<sub>w</sub>).

$$V^1 = \frac{18 \text{ g} \cdot \text{mol}^{-1}}{1 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}} = 18 \text{ cm}^3 \cdot \text{mol}^{-1} \approx 0,018 \text{ m}^3 \cdot \text{mol}^{-1}$$

Después de realizar la operación de dividir R entre V<sup>1</sup> y transformar los logaritmos Neperianos en logaritmos de base 10, tenemos la siguiente ecuación que permite calcular el potencial osmótico en bars a partir de la humedad relativa, conociendo la temperatura en °K.

$$\pi(\text{bars}) = -10,5T \log \frac{100}{HR}$$

Ejemplo:

¿Calcular el potencial hídrico cuando la humedad relativa a 25°C es de 80%?

$$= -10,5 \cdot 298 \log \frac{100}{80} = -303,2 \text{ bars o } -30,32 \text{ MPa.}$$

**Potencial hídrico.** Sabiendo que la difusión de agua no ocurre entre sistemas con el mismo potencial hídrico, el método más simple para su determinación, es hallar la solución de un potencial hídrico conocido, en la que las células

vivas no muestren ni endósmosis ni exósmosis o sea encontrar la solución en la cual las células no se contraigan ni se hinchen. Esto se puede lograr midiendo la longitud de células o tejidos.

Un método rápido de medir el potencial hídrico de pedazos grandes de tejidos, tales como ramas y hojas es utilizando la cámara de presión de **Scholander**. La cámara de presión mide la presión hidrostática negativa (tensión) que existe en el xilema de muchas plantas. Se asume que el potencial hídrico del xilema es muy cercano al potencial hídrico promedio de todo el órgano. En ésta técnica, se separa de la planta el órgano a ser medido, se introduce en una cámara de presión sellada, se aplica una presión con  $N_2$  comprimido, hasta que el agua en el xilema aparece de nuevo en la superficie cortada. La presión necesaria para restaurar la columna líquida, se llama presión de balance. La presión de balance es igual en magnitud pero de signo contrario, a la tensión que existía en el xilema, antes de cortar el órgano.

## POTENCIAL OSMÓTICO, POTENCIAL DE PRESIÓN, POTENCIAL MÁTRICO

### POTENCIAL OSMÓTICO

El agua pura, por convención, tiene potencial osmótico ( ) cero, por lo tanto, un potencial soluto nunca puede ser positivo. La relación entre la concentración de soluto (en molaridad) el potencial soluto se da por la ecuación de van't Hoff:

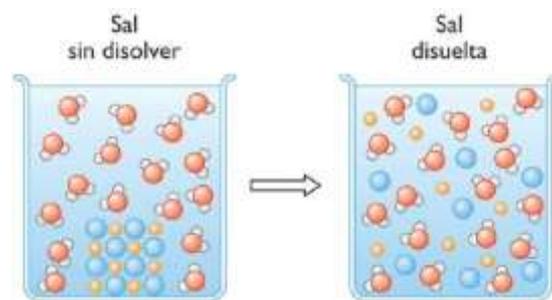


Figura 46.- Potencial osmótico

Donde:  $C$  es la concentración en molaridad del soluto, es el factor de van't Hoff, la relación entre la cantidad de partículas en solución y la cantidad de unidades de fórmula disueltas,  $R$  es la constante de los gases ideales, y  $T$  es la temperatura absoluta.

Por ejemplo, cuando un soluto se disuelve en agua, las moléculas de agua tienden a difundir hacia fuera a través de ósmosis, que cuando no se agrega ningún soluto. Una solución por lo tanto tendrá un potencial hídrico más bajo y por lo tanto más negativo que la del agua pura. A mayor cantidad de moléculas de soluto presentes, más negativo es el potencial soluto.

El potencial osmótico tiene una implicación muy importante para muchos organismos vivos. Si una célula viva con un potencial soluto se encuentra en medio de una solución más concentrada, la célula tenderá a perder agua hacia el potencial hídrico más negativo ( ) del ambiente que la rodea. Este caso se da generalmente en organismos marinos que viven debajo

del agua de mar y plantas halófitas que crecen en suelos salinos. En el caso de una célula vegetal, el flujo de agua hacia fuera de la misma ocasionará que la membrana citoplasmática se separe de la pared celular, lo cual resulta en plasmólisis. Esto se puede medir en plantas utilizando bombas de presión. Sin embargo, la mayoría de las plantas tienen la habilidad de aumentar el potencial soluto de sus células para promover el flujo de agua hacia dentro de las mismas, y así mantener la turgencia.

Este efecto puede ser utilizado como fuente de energía para la denominada energía azul.<sup>2</sup>

### **POTENCIAL DE PRESIÓN**

El potencial presión está basado en la presión mecánica, y es un componente muy importante del potencial hídrico total de una célula vegetal. El potencial presión aumenta cuando el agua ingresa a la célula. A medida que se produce el ingreso de agua a través de la pared celular y la membrana citoplasmática, aumenta el total de agua presente dentro de la célula, la cual ejerce una presión hacia afuera que está contenida por la rigidez estructural de la pared celular. Ejerciendo esta presión, la planta puede mantener su turgencia, y por lo tanto, la rigidez de la planta. Sin la turgencia, la planta pierde su estructura y se marchita.

El potencial presión de una célula vegetal viva es generalmente positiva. En células plasmolizadas, el potencial presión es prácticamente cero. Potenciales de presión negativos pueden ocurrir cuando el agua se haya bajo la influencia de una tensión, como se da en los vasos del xilema.

### **POTENCIAL MÁTRICO**

Cuando el agua entra en contacto con partículas sólidas (como por ejemplo partículas de arcilla o arena de suelo), las fuerzas intermoleculares de adhesión entre el agua y el sólido pueden ser grandes e importantes. Estas fuerzas en combinación con la atracción entre moléculas de agua pueden generar una tensión superficial y la formación de micelas dentro de la matriz del sólido. Se requiere una fuerza para romper estas micelas.



Figura 47.- Ejemplo de potencial mátrico

La magnitud del potencial mátrico depende de las distancias entre las partículas sólidas, el ancho de las micelas (véase también capilaridad) y la composición química de la matriz sólida. En muchos casos, el potencial mátrico puede ser bastante grande y comparable a otros componentes del potencial hídrico.

Los potenciales mátricos son muy importantes para la economía del agua de una planta. Potenciales mátricos fuertes (muy negativos) unen al agua con las partículas del suelo en suelos muy secos. Los vegetales forman potenciales mátricos incluso más negativos en los pequeños poros de las paredes celulares de las células de las hojas para extraer agua del suelo y permitir que la actividad fisiológica continúe en periodos de sequía. Las semillas en germinación tienen un potencial mátrico muy negativo, esto hace que el agua se absorba incluso en suelos secos, hidratando la semilla. El arbusto de la creosota puede tolerar estrés hídricos extremos, sobreviviendo incluso hasta -120 bares de potencial hídrico.

### A. REACCIONES HÍDRICAS EN CÉLULAS Y TEJIDOS

En la célula vegetal el agua está presente en la pared celular y en el protoplasto (principalmente en la vacuola).

Los flujos de entrada y salida de agua del protoplasto dependerán de la relación que exista entre su  $\psi$  y el  $\psi$  del medio externo.

### B. MEDIDA DEL ESTADO HÍDRICOS EN LA PLANTA

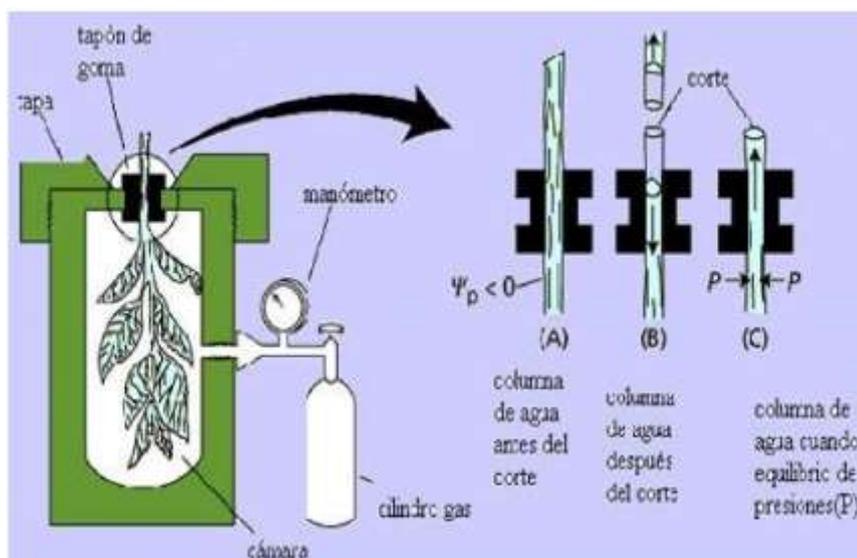
**PICRÓMETRO:** Es un aparato utilizado en meteorología para medir la humedad relativa o contenido de vapor de agua en el aire. Es distinto de los higrómetros domésticos. La humedad relativa del aire se calcula a partir de la diferencia de temperatura entre ambos aparatos. El húmedo es sensible a la evaporación de agua, y debido al enfriamiento que produce la evaporación, medirá una temperatura inferior. Si hay poca diferencia entre una y otra temperatura, hay poca evaporación, lo cual indica que la humedad relativa es alta. Si hay mucha diferencia, hay mucha evaporación, lo cual indica que la humedad relativa es baja. Una tabla nos puede proporcionar el dato exacto

de humedad relativa, expresada como un porcentaje con respecto a la saturación.

Conociendo la temperatura y la humedad relativa, podemos calcular también el punto de rocío o temperatura a la que se producirá la condensación del vapor de agua.

### SONDA DE PRESIÓN

A una masa de agua pura, libre, sin interacciones con otros cuerpos, y a presión normal, le corresponde un  $\psi$  igual a 0. El  $\psi$  está fundamentalmente determinado por la presión y por la actividad del agua. Esta última depende, a su vez, del efecto osmótico, presencia de solutos, y del efecto matricial, interacción con matrices sólidas o coloidales.



**Figura 48.- Medida del estado hídrico de la planta**

#### Enlace Recomendado:

Hernández Gil, Rubén, 2001. ENZIMAS:

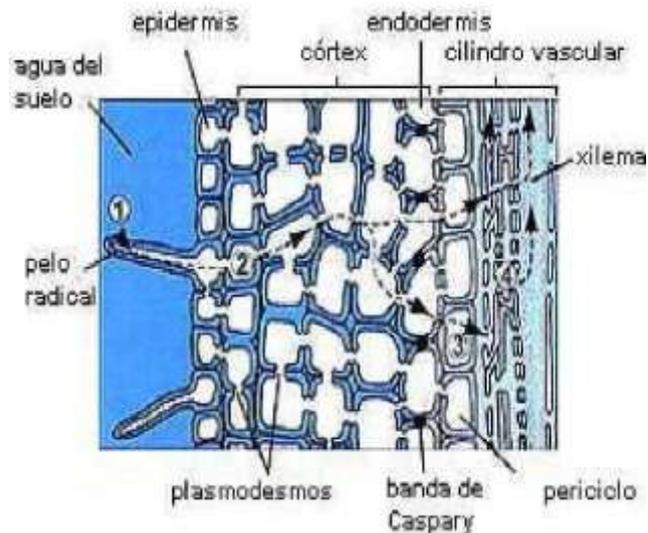
<http://www.arrakis.es/~lluengo/biologia.html>; <http://WWW.forete.ula.ve/~rubenhg>  
Libro botánica On Line. Universidad de Los Andes - Mérida – Venezuela.  
 Unidad de Desarrollo Virtual. Versión 2.

VIDAL Jorge. Curso de Botânica. 28ª edición. Editorial Bruno. Perú. 2001  
 (Signatura topográfica 581 V66).

### PASE DEL AGUA

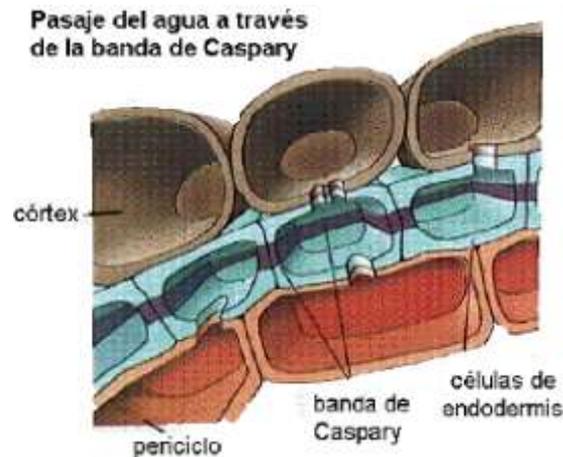
El agua y los minerales son incorporados por las raíces. El extremo de cada raíz presenta varias zonas: el ápice donde se encuentra el meristema apical radicular, responsable del crecimiento en longitud de la misma, se halla cubierto por una caliptra que lo protege de las partículas del

suelo. A continuación se observa una zona de alargamiento, generada por la actividad mitótica del meristemo. Se continúa una zona de los pelos absorbentes. Los pelos de las raíces son extensiones unicelulares de las células epidérmicas que poseen una pared muy fina y tienen vida efímera (1-3 días). Esto aumenta el área de la superficie y permite una absorción más eficiente del agua y los minerales.



**Figura 49.- Pase del agua por el pelo radical al xilema.**

**La endodermis** contiene una cinta de material impermeable (suberina) conocida como la banda de Caspary que fuerza agua a través de las células endodérmicas y de esta manera, regulan la cantidad de la misma que llega al xilema. Solo cuando la concentración de agua dentro de las células endodérmicas caen debajo de los valores de los de las células parenquimatosas del córtex, el agua fluye a la endodermis y luego al xilema. El agua absorbida por los pelos radicales que llega a atravesar la endodermis continuará pasando de célula a célula, el transporte sería muy lento (y dependería también del tamaño del vegetal), por lo que las plantas han desarrollado para ello tejidos conductores. Hay dos tipos de materiales a transportar y a cada uno de ellos corresponde un tejido encargado de transportarlo:



**Figura 50.- Banda de Caspary una barrera para el ingreso del agua en la raíz.**

**El xilema** al llegar a su madurez funcional está constituido por células muertas y alargadas que, al no tener contenido citoplasmático, facilitan el transporte. Este tejido está formado por células conductoras, las traqueidas cuyo largo es del orden de los milímetros y los miembros de vasos (o vasos propiamente dichos), cuyo largo es de centímetros y a veces de metros.

**La cohesión** es la capacidad de permanecer juntas que tienen ciertas las moléculas de la misma clase. Las moléculas de agua son polares, poseen polos, uno ligeramente positivos y el otro ligeramente negativo, lo que causa su cohesión. En el interior del xilema, las moléculas de agua se comportan como una larga cadena que se extiende desde las raíces hasta las hojas.

**La adhesión** es la tendencia de permanecer juntas que tienen ciertas moléculas de diferentes clases. El agua se adhiere a las moléculas de celulosa de las paredes del xilema contrarrestando de esta manera la fuerza de la gravedad y ayudando, por lo tanto al ascenso del agua por el xilema.

La vida está íntimamente asociada al agua, muy especialmente en su estado líquido y su importancia para los seres vivos es consecuencia de sus propiedades físicas y químicas exclusivas. La disposición espacial de los tres átomos que constituyen su molécula, con la consiguiente polaridad de sus cargas eléctricas, facilitan mucho la disolución en agua de otras sustancias.

Le confiere una considerable estabilidad térmica, propiedad que transmite a los sistemas complejos de los que forma parte, tales como células y órganos de los seres vivos, contribuyendo a su regulación térmica.

Su elevado calor latente de vaporización (energía necesaria para separar moléculas desde una fase líquida y moverlas hacia una fase gaseosa, a temperatura constante).

El agua es un disolvente para muchas sustancias tales como sales inorgánicas, azúcares y aniones orgánicos y constituye un medio en el cual tienen lugar todas las reacciones bioquímicas. El agua, en su forma líquida, permite la difusión y el flujo masivo de solutos y, por esta razón, es esencial para el transporte y distribución de nutrientes y metabolitos en toda la planta. También es importante el agua en las vacuolas de las células vegetales, ya que ejerce presión sobre el protoplasma y pared celular, 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 en plantas herbáceas y más del 50% de las partes leñosas) afecta, directa o indirectamente, a la mayoría de los procesos fisiológicos.

El agua es esencial para la vida vegetal. Para sobrevivir, las plantas necesitan agua, así como nutrientes, que son absorbidos por las raíces del suelo. Las plantas contienen un 90 por ciento agua. El agua es transportada por toda la planta de manera casi continua para mantener sus procesos vitales funcionando.

### **Proteínas de membrana que intervienen en el transporte**

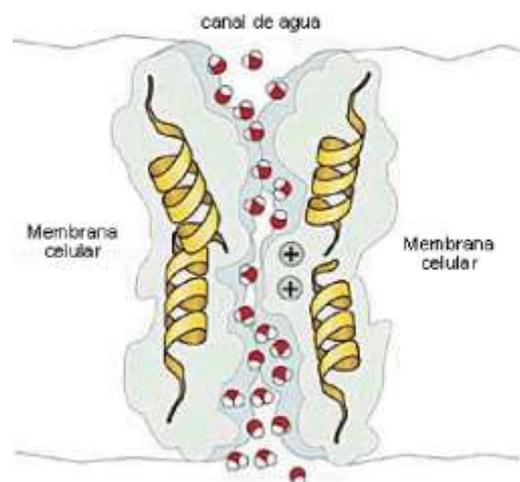
Debido a su interior hidrofóbico, la bicapa lipídica de una célula constituye una barrera altamente impermeable a la mayoría de las moléculas polares. Esta función de barrera tiene gran importancia ya que le permite a la célula mantener en su citosol a ciertos solutos a concentraciones diferentes a las que están en el fluido extracelular; lo mismo ocurre en cada compartimiento intracelular envuelto por una membrana. El desarrollo evolutivo ha creado sistemas celulares destinados transportar específicamente moléculas hidrosolubles, subsanando el problema del aislamiento celular.

El transporte de moléculas es realizado por parte de las proteínas integradas en la membrana celular. Por lo general es altamente selectivo en lo que se refiere a los productos químicos que permiten pasar.

**Las tres clases principales de proteínas** de membrana (todas ellas de transmembrana) que intervienen en el pasaje de moléculas a través de la misma son: **proteínas de canal** que conforman un "túnel" que permite el paso de agua y electrolitos a favor de un gradiente de concentración o potencial eléctrico (forman un canal que atraviesa la bicapa en todo su espesor). La partícula que pasa se selecciona de acuerdo a su tamaño y carga. Suelen estar cerrados y abrirse frente a estímulos específicos. El pasaje se realiza de acuerdo al gradiente de concentración de las moléculas.

Las células que presentan gran permeabilidad al agua poseen un canal que facilita la entrada de la misma. La proteína responsable: la **acuoporina**, fue identificada por Peter Agre en eritrocitos, a mediados de 1980.

Agre probó su hipótesis en un experimento simple donde él comparó células que tenían la proteína en cuestión con células que no lo tenían. Cuando las células se pusieron en una solución de agua, aquellas que tenían la proteína en sus membranas *absorbieron el agua por ósmosis y se inflaron, mientras aquellas que carecen de la proteína no eran afectadas en absoluto*. Agre también ejecutó los ensayos con las células artificiales, llamadas liposomas (son un tipo de burbuja de jabón por fuera y el interior constituido por agua). Él encontró que los liposomas se volvieron permeables al agua si la proteína se incrustaba en sus membranas.



**Figura 51.- Canal del agua en la membrana celular**

**Bombas:** utilizan energía (provista por el ATP) para transportar moléculas contra un gradiente de concentración.

**Transportadores:** este tipo de proteínas, luego de fijar las moléculas a transportar (A), sufren un cambio de conformación (B) en manera tal que permite a las moléculas fijadas, atravesar la membrana plasmática. Se conocen tres tipos de transportadores:

"uniport" llevan un soluto por vez.

"symport" transportan el soluto y co-transportan otro diferente al mismo tiempo y en la misma dirección.

"antiport" transportan soluto hacia el interior (o exterior) y co-transportan soluto en la dirección opuesta. Uno entra y el otro sale o vice-versa.

### **Transporte pasivo y activo**

Para el transporte pasivo no se requiere que la célula gaste energía. Entre los ejemplos de este tipo de transporte se incluyen la difusión de oxígeno y anhídrido carbónico, la ósmosis del agua y la difusión facilitada.

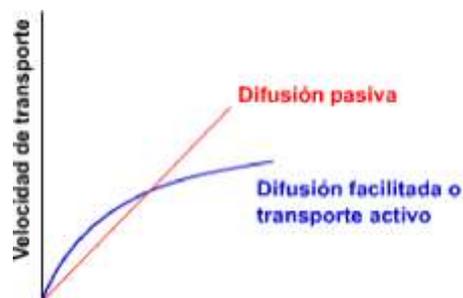
El transporte activo, en cambio, requiere por parte de la célula un gasto de energía que usualmente se da en la forma de consumo de ATP. Ejemplos del mismo son el transporte de moléculas de gran tamaño (no solubles en lípidos) y la bomba sodio-potasio.

### Difusión facilitada

La difusión facilitada se realiza tanto por medio de las proteínas canal como por los "uniport". Permite que moléculas que de otra manera no podrían atravesar la membrana, difundan libremente hacia afuera y adentro de la célula.

Este proceso permite el paso de iones pequeños tales como  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$ , monosacáridos, aminoácidos y otras moléculas.

Al igual que en la difusión simple el movimiento es a favor del gradiente de concentración de las moléculas. Sin embargo su velocidad de transporte es mayor que lo que se pronostica con la ley de Fick, ya que no entran en contacto con el centro hidrofóbico de la bicapa. El transporte es específico, transportándose un tipo de moléculas o un grupo de ellas estrechamente relacionados.



**Figura 52.- Difusión pasiva y difusión facilitada para el ingreso del agua en la raíz.**

La velocidad de transporte en la difusión facilitado está limitada por el número de canales disponibles en la membrana. La velocidad de transporte se satura cuando todos los transportadores están funcionando a su máxima capacidad (ver que la curva indica una "saturación") mientras que en la difusión simple la velocidad depende solo del gradiente de concentración.

La glucosa entra en la mayor parte de las células por difusión facilitada. Parece existir un número limitado de proteínas transportadoras de glucosa. El rápido consumo de la glucosa por la célula (por la tan conocida glicólisis) mantiene el gradiente de concentración. Sin embargo, cuando la concentración externa de glucosa aumenta, la velocidad de transporte no excede cierto límite, sugiriendo una limitación en el transporte.

## Transporte activo

El transporte activo requiere un gasto de energía para transportar la molécula de un lado al otro de la membrana, pero el transporte activo es el único que puede transportar moléculas contra un gradiente de concentración, al igual que la difusión facilitada el transporte activo está limitado por el número de proteínas transportadoras presentes.

Son de interés dos grandes categorías de transporte activo: primario y secundario.

### PREGUNTAS

1. Qué es la Osmosis.
2. En qué medio la célula se plasmólisis.
3. Qué tipo de membrana es el plasmalema y tonoplasto.
4. Por qué está constituida la membrana plasmática.
5. En qué consiste el potencial hídrico.
6. En qué consiste el potencial osmótico.
7. Indique brevemente en qué consiste el transporte activo
8. Indique brevemente en qué consiste el transporte pasivo.

### CONTENIDO HÍDRICO DEL SUELO

El **contenido de agua** o **humedad** es la cantidad de agua contenida en un material, tal como el suelo (la **humedad del suelo**), las rocas, la cerámica o la madera medida en base a análisis volumétricos o gravimétricos. Esta propiedad se utiliza en una amplia gama de áreas científicas y técnicas y se expresa como una proporción que puede ir de 0 (completamente seca) hasta el valor de la porosidad de los materiales en el punto de saturación.

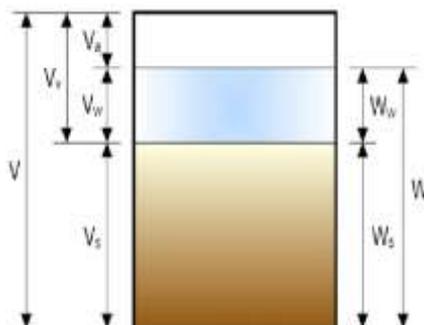


Figura 53.- Define el contenido volumétrico de agua.

El **contenido volumétrico de agua**,  $\theta$ , se define matemáticamente como:

$$\theta = \frac{V_w}{V_T}$$

donde  $V_w$  es el volumen de agua y  $V_T$  es el volumen total (que es  $V_{\text{suelo}} + V_{\text{agua}} + V_{\text{espacio vacío}}$ ). El contenido de agua también puede estar basado en su masa o peso,<sup>1</sup> Así, el **contenido gravimétrico de agua** se define como:

$$u = \frac{m_w}{m_b}$$

Donde  $m_w$  es la masa de agua y  $m_b$  (o  $m_s$  para el suelo) es la masa de material en bruto. Para convertir del contenido gravimétrico de agua al contenido volumétrico, multiplicamos el contenido gravimétrico por la gravedad específica del material en bruto.

## MOVIMIENTO DEL AGUA DESDE EL SUELO AL XILEMA RADICAL

La absorción de agua y de sales minerales se realiza por las raíces, a través de los pelos radicales o absorbentes.

Las sales minerales que se encuentran en forma iónica, necesitan de transportadores especializados situados de la membrana para entrar en la raíz. Estos transportadores son proteínas que para funcionar necesitan un gasto de ATP. Las características estructurales de la raíz permiten que el agua y las sales minerales puedan seguir dos vías de transporte hacia el xilema:

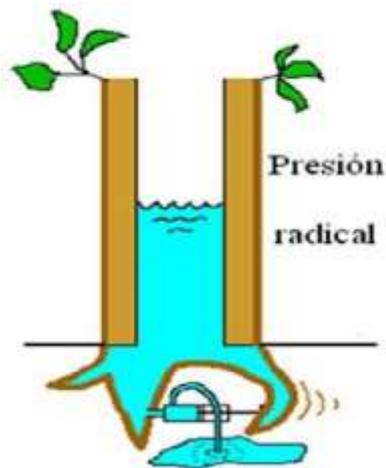
Vía simplástica.

Vía apoplástica.

El agua entra en la mayoría de las plantas por las raíces, especialmente por los pelos radicales, situados unos milímetros por encima de la caliptra.

### □ MOVIMIENTO RADICAL DEL AGUA ATRAVEZ DE LA RAÍZ

La absorción de agua es un proceso pasivo que se produce por simple difusión, sin el aporte de energía metabólica. El agua siempre se mueve siguiendo un gradiente de potenciales químicos, de zonas de alto potencial hídrico hacia zonas de bajo potencial hídrico. El agua se difunde de la solución del suelo a la raíz a través de la epidermis, luego pasa el cortex, endodermis, periciclo y finalmente penetra en los vasos, siguiendo un gradiente de potenciales hídricos. El gradiente neto es el producido entre los vasos y el medio externo.



**Figura 54.- Presión de la raíz.**

En el interior de los vasos se desarrolla una presión hidrostática, inducida osmóticamente, a la que se le da el nombre de presión radical. Las células vivas entre los vasos del xilema de la raíz y la solución del suelo actúan como una membrana semipermeable. Podemos pensar que el xilema de la raíz actúa como un osmómetro que se encuentra sumergido en la solución del suelo; de tal forma que la máxima presión osmótica que se desarrolla depende de la concentración de la savia del vaso y de aquella en la solución del suelo.

El sistema radical sirve para sujetar la planta al suelo y, sobre todo, para encontrar las grandes cantidades de agua que la planta requiere.

Estos pelos, largos y delgados poseen una elevada relación superficie/volumen y, pueden introducirse a través de los poros del suelo de muy pequeño diámetro.

Los pelos absorbentes incrementan de esta manera la superficie de contacto entre la raíz y el suelo.

Desde los pelos radicales, el agua se mueve a través de la corteza, la endodermis (la capa más interna de la corteza) y el periciclo, hasta penetrar en el xilema primario.

## **PRESIÓN RADICAL**

La **presión radical** es una acción que ocurre en el interior de la raíz de una planta. Durante este proceso, el agua que penetra en la raíz a través de los pelos absorbentes produce un aumento en la presión del interior de los conductos del xilema. Esto sucede cuando las sales minerales se acumulan en el xilema, lo que determina la penetración en la planta. Una de las consecuencias de la presencia de endodermis en la raíz es la existencia de presión radical, que se genera en el xilema de la raíz y empuja el agua verticalmente 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 los tejidos vasculares en la raíz están rodeados por la endodermis, los iones no tienden a salir del xilema. De esta manera, el aumento de concentración dentro del xilema causa una disminución del potencial hídrico ( $\Psi$ ) del mismo, 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 radical), que fuerza al agua y a los iones disueltos a subir por el xilema hacia arriba.

Como ya hemos mencionado anteriormente, la raíz genera una pequeña presión positiva que empuja el agua hacia arriba. Tan pequeña, que no afecta en lo más mínimo al movimiento del agua en la planta, pero en cambio sí tiene la importancia de iniciar el movimiento desde el suelo hacia las vías interiores de distribución.

El potencial hídrico del suelo puede ser dividido en dos componentes: el potencial osmótico  $\Psi_s$ , y la presión hidrostática  $\Psi_p$ . El agua se mueve en el suelo, si exceptuamos la gravedad, predominantemente por diferencias entre el potencial osmótico.

Al ser el potencial osmótico en el interior de la raíz menor que el del agua en contacto con ella, se genera un flujo a causa de esta diferencia de potencial hídrico. Y al absorber las plantas el agua más cercana a la raíz, se produce una disminución de la presión hidrostática  $\Psi_p$  alrededor de los pelos capilares y de la epidermis de la raíz. Esto provoca una diferencia de presión en las zonas vecinas, creando un flujo hacia las áreas donde el agua ha sido absorbida.

En suelos muy secos, la presión hidrostática  $\Psi_p$  puede caer por debajo del denominado “punto de marchitez”. En este punto, el potencial hídrico del suelo es tan bajo que las plantas no son capaces de generar ningún flujo de agua alrededor de la raíz, mostrando síntomas de marchitez debido a la imposibilidad de reponer el agua perdida por la transpiración. Esto significa que el potencial hídrico total del suelo  $\Psi_w$ , es menor o igual al potencial osmótico de la planta  $\Psi_s$ .

Esto mismo sucede cuando la concentración de sales en el suelo es muy alta debido al abonado, creando un suelo hipertónico. El potencial osmótico del suelo será menor al interior de la raíz, impidiendo así, la absorción del agua por ésta. Los síntomas producidos por exceso de sales, se asemejan a los de la sequía

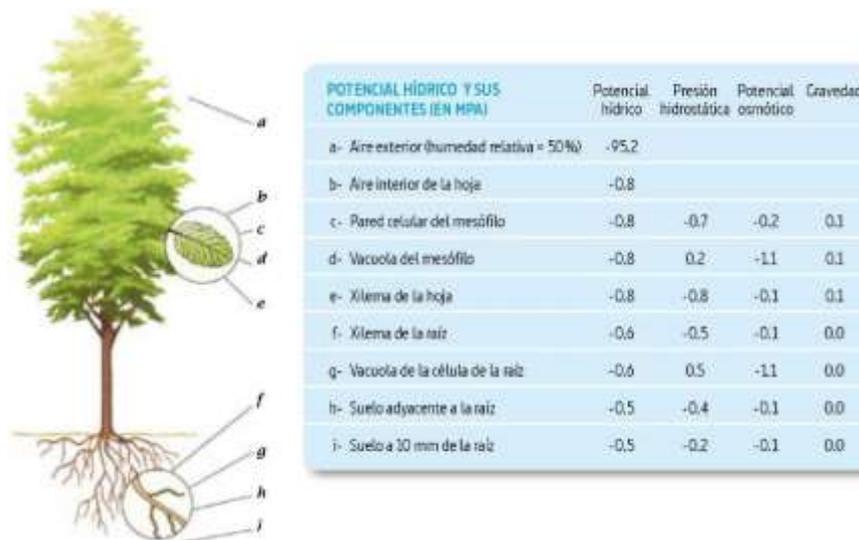
## **FLUJO HÍDRICO A TRAVÉS DEL XILEMA**

### **Potencial hídrico:**

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 la energía total que puede transformarse en trabajo. La

magnitud más empleada para expresar y medir su estado de energía libre es el potencial hídrico ( $\Psi_w$ ). El  $\Psi_w$  se mide en atmósferas, bares, y megapascales (Mpa), siendo  $0,987 \text{ atm} = 1 \text{ bar} = 0,1 \text{ Mpa}$ , y suele ser representado por la letra griega "PSI"  $\Psi$ . A una masa de agua pura, libre, sin interacciones con otros cuerpos, y a presión normal, le corresponde un  $\Psi_w$  igual a 0.

El  $\Psi_w$  está fundamentalmente determinado por la presión y por la actividad del agua. Esta última depende, a su vez, del efecto osmótico, presencia de solutos, y del efecto de la gravedad.



**Figura 55 y tabla 7.- Potencial hídrico y sus principales componentes.**

El  $\Psi_w$  se puede expresar en la suma de sus componentes:

$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s + \Psi_g$$

El  $\Psi_p$ , *presión hidrostática*, es nulo a presión atmosférica, positivo para presiones por encima de la atmosférica, y negativo en condiciones de tensión o vacío.

El  $\Psi_s$ , *potencial osmótico*, representa la disminución de la capacidad de desplazamiento del agua debido a la presencia de solutos. A medida que la concentración de soluto (es decir, el número de partículas de soluto por unidad de volumen de la disolución) aumenta, el  $\Psi_s$  se hace más negativo. Sin la presencia de otros factores que alteren el potencial hídrico, las moléculas de agua de las disoluciones se moverán desde lugares con poca concentración de solutos a lugares con mayor concentración de soluto.

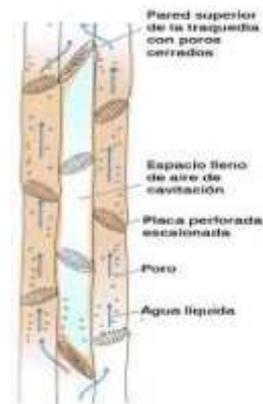
El  $\Psi_s$  se considera 0 para el agua pura.

El  $\Psi_g$ , *potencial gravitacional*, representa la fuerza ejercida sobre el agua por la gravedad. A mayor altura del suelo, mayor  $\Psi_g$

## Teoría de la tensión-cohesión

En teoría, la presión necesaria para mover el agua a través del xilema se crea sumando la presión positiva generada por las raíces, y la presión negativa creada en las hojas.

**Figura 56.- Muestra gráfica de tensión-cohesión y cavitación (espacio con aire).**



Cabe considerar la presión generada por la raíz como insignificante, ya que generalmente suele ser inferior a 0.1MPa. En cambio, las hojas al transpirar desarrollan una gran tensión (presión hidrostática negativa -  $\Psi_p$ ), y ésta es la presión que “estira” el agua hacia arriba a través del xilema. Este mecanismo es conocido como “teoría de la tensión-cohesión” ya que requiere de las propiedades cohesivas del agua para mantener grandes tensiones en la columna de agua del xilema.

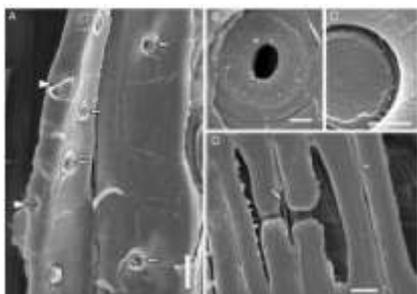
El potencial hídrico llega a ser enorme en árboles grandes, alcanzando en algunos casos las 30 atmósferas.

Cuando la tensión llega al máximo las propiedades cohesivas del agua no son suficientes para mantener unida la columna de agua, entonces ésta se rompe, generando una burbuja de aire en el xilema.

Este efecto se denomina cavitación, y es solventado por la planta derivando el flujo de agua a los canales contiguos (traqueidas). De este modo, el árbol evita que la cavitación bloquee totalmente el flujo de agua ascendente.

Traqueidas de *Picea* sp. mostrando las punteaduras porosas entre traqueidas

Las traqueidas están formadas por las paredes de células muertas elongadas en forma de huso y dispuestas en filas verticales, formando vasos cerrados con membranas oblicuas con las que se unen de forma vertical. El agua puede pasar de unas traqueidas a otras a través de las membranas superiores, o a través de las paredes laterales por medio de unos pequeñas punteaduras microscópicas que comunican una traqueida con otra mediante un pequeño poro que actúa a modo de válvula. Es poroso a muy baja presión, pero posee la capacidad de bloquearse al aumentar esta presión, aislando de este modo las peligrosas burbujas de aire producidas por la cavitación.



**Figura 57.- A Punteaduras mostrando los poros entre traqueidas. B y C poros de maderas vieja y nueva. D corte transversal de una punteadura, mostrando la estructura que hace las funciones de válvula.**

En condiciones normales, al reducirse la tensión (ciclo nocturno), las burbujas de gas son reabsorbidas, y el flujo restaurado.

### Absorción

El contacto íntimo entre la superficie de la raíz y el suelo es esencial para una efectiva absorción de agua. Los “**pelos radicales**” son microscópicas extensiones de células epidérmicas que aumentan considerablemente la superficie de absorción. En plantas adultas y en época de crecimiento, estos pelos suponen más del 60% de la superficie de la raíz.



La absorción se produce únicamente en zonas apicales de la raíz, a través de los pelos radicales. Las raíces maduras son incapaces de absorber agua del suelo.

Viendo la importancia de los pelos radicales en la absorción del agua, es fácil entender los problemas de enraizado. Al manipular el suelo, la mayoría de estos microscópicos pelos, frágiles como cristal, son desprendidos, imposibilitando así que la planta pueda reponer el agua transpirada.

La raíz en crecimiento, solo se desarrolla en suelo húmedo. Si entra en contacto con un área con presión hidrostática muy baja, detendrá su crecimiento.

**Figura 58.- Pelos absorbentes de una raíz.**

A medida que la planta crece, las raíces pasan por unos cambios en su anatomía que afectan a la permeabilidad de los solutos y del agua. En una raíz primaria y realizando un corte longitudinal observamos 4 zonas: Caliptra, el ápice meristemático, la zona de alargamiento y la zona de diferenciación. El crecimiento en los primeros estadios de la raíz es ocasionado por el alargamiento y la división celular. Las partes vegetativas de la raíz reciben un empuje del alargamiento celular hasta 5cm al día.

Después del alargamiento, las zonas se diferencian en diversos tejidos: la epidermis, el cortex, la endodermis y la estela.

En el centro o estela nos encontramos los dos elementos conductores: El xilema y el floema.

El agua se absorbe a través de los pelos y otras células siguiendo un camino radial a través de las células exteriores hasta el xilema localizado en la estela. En la endodermis (células que rodean al tejido vascular, la difusión se bloquea por la capa de suberina que es impermeable al agua y denominada Banda de Caspary.

**La banda de Caspary es una diferenciación de las paredes primarias de las células de la endodermis de las raíces de las plantas es una capa de suberina o lignina o ambas sustancias impermeable que se extiende sin sucesión de continuidad a lo largo de las paredes radiales y transversales.**

El agua se encuentra forzada a atravesar la membrana y el citoplasma de las células del endodermis que forman una barrera osmótica entre el cortex y la estela. Además el agua puede pasar de una célula a otra a través de los plasmodesmos creando la vía del simplasto.

Tanto los pelos radicales como la epidermis merecen una atención especial como superficies absorbentes. En las plantas vasculares es el tejido conductor de agua y sales minerales. En varias plantas el xilema está compuesto por vasos, traqueidas, fibras y parénquima.

El floema es el tejido conductor especializado en la translocación de fotoasimilados. El movimiento de este contenido puede ser tanto ascendente como descendente y sus diferentes componentes pueden moverse en sentidos contrarios, aún dentro de un mismo haz conductor.

### **CAVITACIÓN Y EMBOLISMO**

La cavitación, viene a ser la formación de burbujas por efecto de los gases disueltos en el agua; los cuales interrumpen la columna líquida y bloquea la conducción.

Embolismo, viene a ser la embolia formada en el interior de los vasos o traqueidas por la extensión rápida de la burbuja de gas. Viene a ser una consecuencia directa de la cavitación.

El xilema, sin embargo, minimiza los efectos de la embolia; por una parte, las punteaduras actúan como válvulas complicadas que se cierran cuando la presión aumenta en uno de los vasos y, por otra parte, el agua puede moverse lateralmente a través de las punteaduras evitando, así, el conducto bloqueado. En árboles viejos, una porción considerada del xilema puede no ser funcional debido a embolias o depósito de materiales que interrumpen la continuidad de la columna de agua. Clark y Gibbs (1957) demostraron que, en algunas especies de árboles canadienses, hasta un 40% del volumen del tronco puede estar ocupado por gases.

### **RECUPERACIÓN DE LA EMBOLIA**

Parece ser que los factores responsables de la cavitación son fundamentalmente tres:

El déficit hídrico asociado a tasas elevadas de transpiración y altas tensiones xilemáticas, especialmente en hojas y ramas pequeñas.

La congelación del xilema en el invierno conduce a la formación de numerosas burbujas de aire cuando se presenta la descongelación, extendiéndose así la embolia.

Los agentes patógenos como las bacterias y los hongos. Las enfermedades vasculares como la grafiosis (***Ceratocystis ulmi***), responsable de la desaparición de los olmos en Europa y Norteamérica, es el resultado de dos factores que se presentan conjuntamente o no. El primero es la producción de toxinas por los agentes patógenos, que matan a las células. El segundo es, en reacción a estas toxinas, la producción por las células que rodean los vasos de unas excrescencias en formas de bolas que tapan a los vasos y que causa la cavitación.

## MOVIMIENTO DEL AGUA EN LA HOJA

La **circulación del agua** en los vegetales cumple la función de transportar nutrientes y otras sustancias como el agua, sales minerales, entre otros. Se realiza de un modo peculiar diferente al de los animales.

El agua circula, desde la raíz hacia las hojas por los vasos leñosos. Es absorbida por la raíz, a nivel de los pelos radiculares o absorbentes haciendo así que las plantas se nutran y su degradación fisiológica se demore más en el tiempo mientras que no la tenga.

## TRANSPIRACIÓN

La **transpiración vegetal** consiste en la pérdida de agua en forma de vapor que se produce en las plantas. A las hojas de ésta llega gran cantidad de agua absorbida por las raíces, pero sólo una pequeña parte se utiliza en la fotosíntesis. Su principal función es eliminar en forma de vapor el agua que no es utilizada por las plantas. Además, el agua transpirada permite el enfriamiento de la planta, debido al elevado calor de vaporización del agua (para evaporarse necesita consumir muchas calorías).

Normalmente es muy difícil distinguir la transpiración de la evaporación proveniente del suelo por lo que al fenómeno completo se le denomina "evapotranspiración", siendo éste un parámetro importante en el diseño de la técnicas de riego que se utilizarán.

**La transpiración de las plantas** es el proceso de eliminación de vapor de agua a través de los estomas (poros minúsculos), que se encuentran principalmente en la epidermis de las hojas. La radiación solar (luz visible u otras formas de energía radiante provenientes del sol), actúa sobre la apertura y cierre de los estomas. Cuando la luz desaparece las estomas se cierran y la transpiración, supuestamente, se detiene. Con relación a la humedad relativa (presión de vapor de la atmósfera), mientras más alta sea menor es la transpiración. La temperatura está directamente relacionada con la presión de vapor, tanto al interior de los órganos de la hoja, como de la atmósfera circundante; a mayor temperatura menor es la presión de vapor y, por lo tanto, mayor es la transpiración.

El viento aumenta la gradiente de presión de vapor a través de las estomas y, en consecuencia, aumenta la transpiración.

Todo lo anterior implica la pérdida de agua desde la planta, pero, para que realmente esta pérdida se produzca, la planta tiene que haber absorbido agua desde el suelo a través de las raíces. Ambos procesos, absorción y transpiración, son esenciales para la sobrevivencia de las plantas.

El proceso de evaporación de la humedad desde el suelo adyacente a las plantas (sin ser utilizada por ellas), incluida la del agua depositada por el rocío y la lluvia, ocurre conjuntamente con la transpiración.

En suelos arenosos la humedad profundiza rápidamente produciéndose un escaso movimiento lateral, a diferencia de los arcillosos en que el movimiento lateral predomina sobre el que se produce en profundidad. Esto tiene relación con la velocidad de infiltración del agua en el suelo la que es mayor en los suelos arenosos que en los arcillosos, lo que se relaciona, entre otros, con la porosidad total de los suelos, la distribución y tamaño de los poros, y las fuerzas o energía con que el agua es retenida por las partículas del suelo. En un terreno arenoso aunque la porosidad total (%) es menor que en uno arcilloso, los poros son de mayor tamaño, por lo tanto el agua infiltra o percola más rápidamente hacia las capas más profundas del suelo.

**Con relación a la planta**, mientras mayor sea el desarrollo de su follaje, mayor es la pérdida de agua en el proceso de transpiración, debido a que existe una mayor área foliar, como se observa en este cultivo de alfalfa.

En la medida que avanza la temporada de crecimiento de cultivos y frutales, va aumentando el área foliar, por lo tanto aumenta el número de estomas, y en consecuencia la transpiración. Esto implica que los riegos deban darse con mayor frecuencia y por más tiempo, es decir con mayor cantidad de agua, cuando el cultivo está más desarrollado. Las pérdidas de agua se pueden aminorar si se utiliza sistemas de riego localizado.

**También las pérdidas por evapotranspiración** son menores cuando se establecen cortinas cortaviento o cuando se usa mulch. Bajo tales condiciones, se disminuye la transpiración de las plantas y la evapotranspiración desde el suelo.

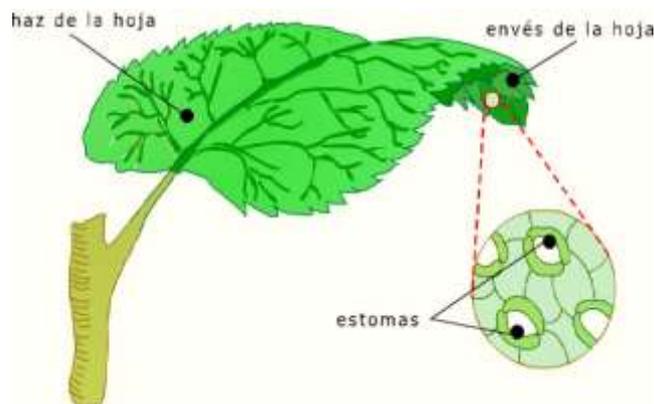
Algunos ejemplos de cómo aminorar las pérdidas de agua: Los métodos localizados (goteo, cintas, microaspersión), como su nombre lo indica, tienen la ventaja de regar únicamente la zona de raíces, lo que implica que sólo se debe aplicar el agua que las plantas son capaces de absorber.

Estos métodos, de alta eficiencia, además de ocupar caudales más pequeños, evitan o aminoran las pérdidas por escurrimiento superficial, facilitan el control de malezas, se puede administrar a través de ellos, dosificadamente, fertilizantes y pesticidas solubles en agua, requieren menos mano de obra mientras se riega, la que se puede derivar a otras actividades del predio, etc.

## **MOVIMIENTO ESTOMÁTICO**

### **ESTRUCTURA DE LOS ESTOMAS Y MECANISMOS DEL MOVIMIENTO ESTOMÁTICO**

Los estomas son estructuras especializadas de la epidermis formadas por dos células con una forma arriñonada, son las células oclusivas que delimitan un espacio entre ellas que es el ostiolo. Se encuentran en los órganos aéreos de la planta y abundan en el envés de las hojas. Observa en estos dibujos que las células que lo forman poseen cloroplastos y la pared engrosada en la zona que rodea al ostiolo. Por los estomas se produce el intercambio de gases y la pérdida del vapor de agua durante la transpiración.



La capacidad de los estomas de abrirse o cerrarse, se base en las deformaciones que pueden experimentar las células oclusivas de acuerdo con su contenido hídrico.

**Figura 59.- Hoja y estomas en el envés por donde la planta transpira. El agua de la planta se pierde (evapora) por los estomas.**

Las células guarda regulan la abertura de los estomas mediante la integración de diferentes señales, tanto endógenas como exógenas (ambientales).

Una adecuada regulación de los estomas va a conseguir un eficiente uso del agua y una tasa óptima de intercambio de  $\text{CO}_2$  para la fotosíntesis, siendo esencial para una adaptación de las plantas a la falta de agua o estrés hídrico.

La habilidad de las plantas para controlar la abertura estomática les permite responder de una forma rápida a los cambios en el medio ambiente. Por ejemplo, puede prevenir una pérdida excesiva de agua, limitar la absorción de compuestos líquidos no deseados o de contaminantes atmosféricos a través de los estomas.

Incluso, aún en presencia de abundante agua, las plantas ponen en marcha una regulación temporal de los estomas para limitar las pérdidas de agua durante el proceso de absorción de  $\text{CO}_2$ , es decir, los estomas se abren durante el día y se cierran durante la noche para prevenir pérdidas innecesarias de agua, ya que durante este periodo no se produce fotosíntesis y no hay demanda de  $\text{CO}_2$ .

Con los primeros rayos de sol, la planta de nuevo comienza a hacer fotosíntesis, de nuevo los estomas se abren ya que la demanda de  $\text{CO}_2$  es elevada. La abertura de estomas favorece la *transpiración* de la planta. Este proceso de transpiración cumple varias funciones:

1.- Se crea una corriente transpiratoria que permite el transporte de nutrientes desde las raíces hasta las partes de la planta en crecimiento.

2.- Enfría las hojas cuando la temperatura es elevada o hay una fuerte intensidad luminosa, es decir, los estomas favorecen una regulación térmica

No obstante, algunos investigadores sostienen que, en su conjunto, la transpiración (pérdida de agua) es un mal necesario que entra en conflicto con la necesidad de las plantas para tomar el CO<sub>2</sub> necesario para realizar la fotosíntesis.

En condiciones de estrés hídrico, la cadena de transporte electrónico sigue funcionando, lo que favorece que la energía de excitación pueda pasar desde las moléculas de clorofila foto-excitadas directamente al oxígeno, formando oxígeno singlete (<sup>1</sup>O<sub>2</sub>).

Además, en el fotosistema II se produce la formación de radicales superóxido (O<sub>2</sub><sup>-</sup>), peróxido de hidrógeno (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) y radicales hidroxilo (:OH) (Suzuki et al 2012). Las células guarda contienen menos cloroplastos y de menor tamaño y un contenido menor de clorofila (entre 1-4%) que las células del mesófilo.

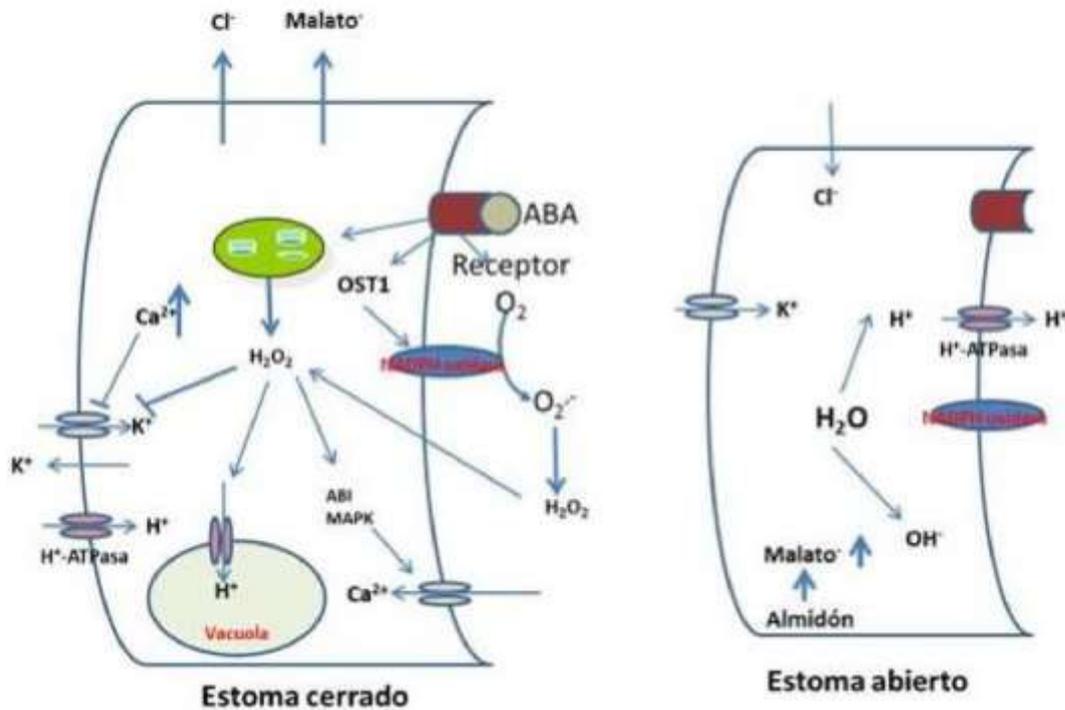
Sin embargo, se ha demostrado que el proceso de fotofosforilación (síntesis de ATP en la membrana de los tilacoides) por parte de los cloroplastos de las células guarda es muy activa.

Por lo tanto, los ROS generados en la cadena de transporte fotosintética de los cloroplastos de las células guarda puede tener una función muy importante en la respuesta de las plantas a diferentes estímulos ambientales (Pfannschmidt 2003).

Sin embargo, el ácido abscísico (ABA) tiene un protagonismo clave en el control del cierre estomático.

El ABA induce la generación de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> en las células guarda dando lugar a un cierre de los estomas (Fig. 2). La generación de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> inducida por ABA tiene dos posibles fuentes: (1) los cloroplastos y (2) la actividad NADPH oxidasa de membrana plasmática (Zhang et al 2001a; 2001b). La NADPH oxidasa de membrana es una enzima que reduce el oxígeno a O<sub>2</sub><sup>-</sup>, que posteriormente será dismutado hasta H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> por acción de la actividad SOD.

En *Arabidopsis*, la NADPH oxidasa presenta dos subunidades (AtrbohD y AtrbohF). En este sentido, un doble mutante *atrbohD/F* mostró un reducido cierre estomático así como una reducida producción de *especies reactivas de oxígeno* (ROS) comparado con las plantas silvestres. La aplicación exógena de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> restauraba el cierre estomático, lo que revelaba una conexión entre la generación de ROS por la NADPH oxidasa y el ABA en el cierre estomático (Kwak et al. 2003).



**Figura 60.- Rutas de señalización descritas en la regulación estomática.**

Está bien documentado que la concentración de iones determina la turgencia de las células guarda y el tamaño de la abertura estomática. Los cambios de turgencia pueden ser debidos a una modificación del potencial hídrico ( $\psi$ ) de las células oclusivas o de cambios activos del potencial osmótico ( $\psi_s$ ). Ambos mecanismos conllevan movimientos de agua en ambas direcciones en las células guarda, que finalmente va a producir una abertura o cierre del estoma. Cuando el estoma se abre se produce un aumento masivo de solutos en las células guarda.

Esto provoca un descenso de  $\psi_s$  y una entradas de iones, sobre todo  $K^+$  (también  $Na^+$  en plantas halófitas) y  $Cl^-$  hacia las células guarda u oclusivas. La entrada de  $K^+$  se produce por el bombeo activo de  $H^+$  fuera de las células oclusivas por acción de una  $H^+$ -ATPasa de membrana. La entrada de  $K^+$  se equilibra con una entrada de  $Cl^-$  y sobre todo con la acumulación del ion malato. El ácido málico se produce a partir del ácido oxalacético, que a su vez procede del catabolismo del almidón almacenado (Sánchez-Díaz y Aguirreola 2000). El estoma se cierra cuando la  $H^+$ -ATPasa se inactiva y el  $K^+$  y el  $Cl^-$  salen de forma pasiva de las células oclusivas. Por otro lado, el aumento de los niveles intracelulares  $CO_2$  favorece la salida de algunos aniones ( $Cl^-$  y malato) de las células guarda, lo que también contribuye al cierre de los estomas (Fig. 60).

Se ha demostrado que el  $H_2O_2$  inactiva el transporte de  $K^+$  hacia el interior celular y produce una alcalinización del citosol al activar el transporte de  $H^+$  hacia la vacuola. Al mismo tiempo, el  $H_2O_2$  puede mediar en la señalización del ABA al activar los canales de  $Ca^{2+}$ , aumentando su concentración en el

citosol y activando el cierre de los estomas (Pei et al. 2000). Un estudio reciente ha demostrado que el receptor del ABA (PYR/PYL/RCAR) regula los canales de  $K^+$  y de  $Cl^-$  mediante la activación de los canales de  $Ca^{2+}$  de membrana plasmática por parte de las ROS (Wang et al 2013).

Las ROS pueden actuar sobre las MAPKs (proteín kinasas activadas por mitógeno), MAPK fosfatasas o proteín kinasas dependientes de  $Ca^{2+}$  modulando su actividad. EL  $H_2O_2$  inactiva las proteín fosfatasas ABI1 y ABI2 (Meinhard et al 2002), como también ocurre para la ABI1 con la unión del ABA a su receptor, liberándose una proteína (OST1) que actúa fosforilando y activando la NADPH oxidasa de membrana, incrementando la producción de  $H_2O_2$  (Kepka et al., 2011). EL  $H_2O_2$  también actúa como un segundo mensajero, de modo que puede activar algunas MAPKs que actúan promoviendo el cierre estomático (Jiang et al., 2008).

Como hemos visto, el cierre de los estomas no depende de una sola señal, sino que se establece una red de comunicación por parte de diferentes actores, siendo los más importantes el ABA, la NADPH oxidasa de membrana, el  $H_2O_2$ , y otros como las MAPKs, transportadores de aniones y cationes etc..., que responde de una forma coordinada a estímulos externos y que finalmente van a favorecer que la planta se adapte de la mejor forma posible a situaciones diversas de estrés, reducido cierre estomático así como una reducida producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) comparado con las plantas silvestres. La aplicación exógena de  $H_2O_2$  restauraba el cierre estomático, lo que revelaba una conexión entre la generación de ROS por la NADPH oxidasa y el ABA en el cierre estomático (Kwak et al. 2003).

## **FISIOLOGÍA DE LAS RESPUESTAS ESTOMÁTICAS**

### **REQUERIMIENTO DEL $CO_2$**

Hasta el momento se ha considerado como se fija el  $CO_2$  atmosférico en ribulosa-1,5-bifosfato formándose 3-fosfoglicerato, y cómo éste se reduce hasta triosas P utilizando el ATP y el reductor NADPH procedentes del transporte fotosintético de electrones. Es el ciclo de Calvin. Puede decirse que el ciclo de Calvin es universal en el sentido de producirse en casi todos los organismos fotosintéticos. La excepción se encuentra en algunas bacterias fotosintéticas anaerobias (*Clostridium thiosulfatophilum* o *Rhodospirillum rubrum*) que fijan  $CO_2$  por un mecanismo alternativo que consiste en la carboxilación reductiva de moléculas de acetato y succinato activadas por su unión a coenzima A.

Este ciclo reductivo de los ácidos carboxílicos es básicamente un ciclo inverso al ciclo de Krebs. Por otra parte también hemos considerado la actividad oxigenasa de la rubisco y el proceso de fotorrespiración a que da lugar en determinadas condiciones.

La cuestión a tratar ahora son las plantas que no fotorrespiran o que lo hacen de forma muy limitada. Son plantas que contienen enzimas rubisco normales pero no realizan fotorrespiración porque desarrollan un mecanismo que concentra  $CO_2$  en el entorno de la rubisco de manera que se suprime la actividad oxigenasa.

Consideraremos dos mecanismos de concentración de CO<sub>2</sub> en plantas vasculares en las que antes de la incorporación y reducción de CO<sub>2</sub> en el ciclo de Calvin, el CO<sub>2</sub> atmosférico se incorpora transitoriamente en otro compuesto. Esta fijación previa de CO<sub>2</sub> actúa como un mecanismo de captación complementario del ciclo de Calvin, y representa una adaptación evolutiva asociada a determinadas condiciones ambientales. Hablaremos por tanto de mecanismo C<sub>4</sub>, o plantas C<sub>4</sub> (frecuentes en climas cálidos) (denominación debida a que el primer producto de fijación de CO<sub>2</sub> es un ácido dicarboxílico de 4C), y mecanismo CAM, o plantas CAM (típicas de ambientes Reduca.

## **CONSERVACIÓN DEL AGUA**

Es indispensable para el crecimiento de las plantas, ya que en su presencia ocurren reacciones metabólicas, que participan en los procesos de crecimiento y desarrollo. El crecimiento depende de la existencia de una presión de turgencia; es por esto que un déficit hídrico lo puede retardar e interrumpir por completo. Un exceso de agua puede resultar en condiciones anóxicas que provocan un crecimiento anormal. En una atmósfera saturada de humedad ocurre un desarrollo pobre de las hojas y se retarda la diferenciación de los tejidos.

Las plantas hidrófilas, que viven en el agua tienen una presión osmótica baja y no poseen una presión de turgencia excesiva. Estas plantas desarrollan un parénquima aerífero con amplios espacios intercelulares, las hojas son delgadas y los estomas cuando presentes solamente se observan en la haz foliar.

La gutación, ocurre cuando la planta tiene una absorción mayor de agua y de sales minerales, y la transpiración es mínima, produciendo un desbalance de fluidos. Los iones minerales absorbidos de noche son bombeados al apoplasto que rodea a los elementos del xilema. Esta pérdida de solutos hace que disminuya el potencial de agua en los elementos del xilema, generando un ingreso de agua desde las células circundantes. Al aumentar la presión dentro del xilema el agua es forzada eventualmente a salir a través de los hidátodos foliares.

## **OTRAS RESPUESTAS**

El Concepto de "uso eficiente del agua" incluye cualquier medida que reduzca la cantidad de agua que se utiliza por unidad de cualquier actividad, y que favorezca el mantenimiento o mejoramiento de la calidad de agua.

El 97% del agua del planeta es salada y está en los océanos, los cuales cubren dos tercios de la superficie de la Tierra. El agua dulce sólo es el 3%; y de tal porcentaje, el 2% no es de fácil acceso pues se encuentra en estado sólido, formando capas de hielo y glaciares. Así, el agua que hay en los lagos, ríos y en la humedad atmosférica, en el suelo, en la vegetación y en el subsuelo representa sólo el 1% del total.

## **CICLO HIDROLÓGICO**

Las fuentes de agua se recargan debido a la acción del ciclo hidrológico. Se dice que éste actúa como una bomba gigante que continuamente transfiere agua dulce de los océanos a la tierra y que luego retorna al mar.

En este ciclo de energía solar, el agua se evapora de la superficie terrestre y llega a la atmósfera, de donde cae en forma de lluvia o nieve. Parte de esta precipitación vuelve a evaporarse, mientras que otra parte comienza el viaje de vuelta al mar a través de arroyos, ríos y lagos. Aun otra parte se filtra dentro del suelo y se convierte en humedad del suelo (agua subterránea) o en agua superficial. Las plantas incorporan la humedad del suelo en sus tejidos y la liberan en la atmósfera en el proceso de evapotranspiración. Gran parte del agua subterránea finalmente vuelve a pasar al caudal de las aguas de la superficie, comenzando así de nuevo el ciclo del agua.

## **DÉFICIT HÍDRICO Y CRECIMIENTO VEGETAL**

Como consecuencia de la reducción del contenido hídrico de la planta ésta experimenta cambios en su fisiología. El estrés hídrico afecta a la mayor parte de sus funciones vitales, de forma que no hay, prácticamente, ningún proceso fisiológico que no esté afectado por el déficit hídrico.

Una gran variedad de procesos fisiológicos se ven afectados por el déficit hídrico. En primer lugar un grupo de efectos que se ven afectados inmediatamente, cuando el déficit hídrico todavía no es severo. Estos efectos inmediatos son la pérdida de turgencia celular, reducción de la tasa de expansión celular, disminución de la síntesis de pared celular, reducción de síntesis de proteínas. Conforme el contenido hídrico va disminuyendo se ve el efecto sobre otros mecanismos, por ejemplo, aumento en los niveles de ácido abscísico o el cierre estomacal. Cuando el déficit hídrico es muy pronunciado se produce cavitación de los elementos del xilema, caída de la hoja, acumulación de solutos orgánicos y la marchitez de la planta, entre otros efectos.

## **DISMINUCIÓN DEL CRECIMIENTO: PROCESOS BIOFÍSICOS**

La reducción del crecimiento de la parte aérea de las plantas es un efecto ampliamente descrito del estrés por déficit hídrico. Estos efectos aparecen mucho antes que los promovidos a través de mecanismos bioquímicos, fisiológicos y genéticos. La disminución del crecimiento no se debe a una reducción del metabolismo, sino a una pérdida de turgencia (proceso físico). A medida que va disminuyendo el contenido hídrico de la planta lo hace también el de las propias células, de modo que disminuye el volumen celular y la turgencia de la célula, al igual que incrementa la cantidad de solutos y los daños mecánicos sobre la célula. El estrés hídrico inhibe directamente algún mecanismo de crecimiento celular. No es la reducción de fotoasimilados la causa de la reducción del crecimiento de los tejidos en condiciones de sequía, ya que el umbral de estrés que induce una reducción del crecimiento suele ser anterior al umbral que induce reducciones de la conductancia estomática y la fotosíntesis. La reducción del crecimiento implica la disminución del tamaño y número de hojas, al igual que una reducción en el número de ramas.

Para explicar el proceso de pérdida de turgencia hay que tener en cuenta que el agua se mueve hacia el lugar donde tenga menor potencial hídrico (valores más negativos), por eso las plantas no tienen bombas para mover el agua.

En condiciones normales el agua entra en la célula porque el potencial hídrico interior es más negativo que el exterior. La célula se hincha y la membrana plasmática ejerce una presión de turgencia frente a la pared celular. En situación de déficit hídrico el potencial hídrico del exterior es menor que el del interior, por tanto el agua tiende a salir. En estas circunstancias la presión de turgencia desaparece y la membrana plasmática se despega de la pared celular en algunos tramos. La consecuencia de la pérdida de turgencia es la ausencia de crecimiento celular.

La disminución del crecimiento se debe principalmente a la pérdida de turgencia anteriormente mencionada, pero también hay otros factores fisiológicos que afectan negativamente al crecimiento.

## **SUPERVIVENCIA**

Las plantas necesitan ciertas cosas para crecer: luz, CO<sub>2</sub>, nutrientes y elementos traza. Esto no debería sorprender. Lo que generalmente no se sabe es que las plantas necesitan estas cosas en proporciones fijas (y desafortunadamente, las proporciones varían con cada tipo de planta). Por ejemplo, si usted tiene abundante luz, CO<sub>2</sub>, nutrientes y la mayoría de los elementos traza, pero no lo suficiente de un elemento traza determinado para una planta, el elemento traza deficiente determinará el crecimiento de la planta aunque las otras crezcan bien. Esto explica por qué algunas plantas son "más fáciles" que otras - sus necesidades normalmente son cubiertas por el agua del grifo u otras fuentes casuales. Si las plantas no pueden utilizar todos los nutrientes debido a una escasez de uno o más elementos concretos, el "exceso" de nutrientes y energía luminosa será desperdiciado o será usado por las algas.

## **LUZ**

La luz es muy importante para la fotosíntesis puesto que aporta la energía necesaria para que se desarrollen las reacciones químicas correspondientes. Las plantas usan la energía luminosa principalmente en el espectro azul y rojo, pero un acuario tiene mejor apariencia ante la gente si se usa iluminación de espectro total.

## **CO<sub>2</sub>**

Esto es muy importante para el crecimiento de las plantas. Sin cantidades suficientes de CO<sub>2</sub> disuelto, la fotosíntesis no puede tener lugar. La mayoría de los acuarios tendrán algo de CO<sub>2</sub> debido a la respiración de los peces, pero normalmente esto no es suficiente para tener un crecimiento exuberante. Algunas plantas no necesitan mucho CO<sub>2</sub> y otras, como las *Cryptocorynes*, parece que se encuentran peor con niveles más altos de CO<sub>2</sub>.

## TOLERANCIA A LA SEQUÍA

La irrigación disminuye el riesgo de sequía y asegura una producción de soja redituable. Sin embargo, la irrigación no es viable para la mayoría de los productores.

Es por eso que se considera a la sequía como el principal factor perjudicial del rendimiento en la producción de soja redituable. Como la sequía siempre ha sido un problema grave e implacable, ¿dónde están todas las variedades resistentes a la sequía? ¿Existe verdaderamente la tolerancia a la sequía? A pesar de que se asignan enormes recursos al mejoramiento genético de la soja, los avances con respecto a la tolerancia a la sequía han sido escasos. Carter et al. (1999) ofrecen varios motivos para explicar porque el progreso ha sido lento en cuanto al mejoramiento genético con respecto a la tolerancia a la sequía. Estos motivos incluyen: 1) el cultivo en medios de alto rendimiento se traduce en un mayor progreso con respecto a variedades mejoradas que el cultivo en medios de bajo rendimiento (es decir, secos). Los datos obtenidos de medios de bajo rendimiento son frecuentemente ignorados porque las diferencias en rendimiento entre líneas no separan adecuadamente las líneas de alto rendimiento de las líneas de bajo rendimiento. Es primordial identificar las líneas con el más alto rendimiento en el cultivo de soja y generalmente se realiza mediante pruebas que examinan dónde se encuentra la humedad óptima y dónde se pueden lograr los rendimientos más altos. 2) La mayoría de las variedades dadas a conocer en los primeros tiempos del cultivo de la soja se seleccionaron para que fueran resistentes a las enfermedades, a los golpes y a otros factores, pero no para que fueran resistentes al estrés abiótico como la sequía. Consecuentemente, se puso poco énfasis en la utilización de germoplasma en los programas de cultivo genético para la tolerancia a la sequía mientras se formaba la base genética. 3) El estudio de la tolerancia a la sequía es de alto riesgo y difícil ya que la sequía es impredecible en cuanto a cuándo y dónde ocurrirá. No se puede progresar demasiado en cuanto a la tolerancia a la sequía sin la capacidad de imponer estrés año tras año. Por lo tanto, un campo con poca capacidad de retención de agua, buena uniformidad del suelo y una probabilidad razonable de sequía todos los años es importante en la selección de genotipos para la tolerancia a la sequía.

## RUSTICIDAD

*Para otros usos de este término, véase rústico.*

La rusticidad de las plantas es un término botánico utilizado para describir su habilidad de sobrevivir a condiciones adversas de crecimiento. Normalmente se limita a debates sobre adversidades climáticas. Así, la capacidad para tolerar frío, calor, sequía, o viento, se consideran típicamente medidas de rusticidad. En latitudes templadas, el término es más frecuentemente usado para describir resistencia al frío, o *rusticidad al frío* y generalmente se mide por las temperaturas más bajas que una planta puede soportar.

La rusticidad de una planta se divide en tres categorías; susceptible, sensible, medio resistente y rústica.

Las plantas varían mucho en su tolerancia a condiciones de crecimiento. La selección o mejoramiento de variedades capaces de soportar particulares formas climáticas es una parte importante de la agronomía (agricultura, horticultura). Las plantas pueden rusticarse, adaptándose a alguna extensión de cambios del clima. Parte del trabajo de los invernáculos consiste en la rusticación de plantas, para prepararlas a condiciones posteriores de crecimiento en el campo.

La rusticidad vegetal se define por su extensión nativa geográfica: longitud, latitud y elevación. Esos atributos se suelen simplificar definiendo la zona de rusticidad.

- ❖ Dar mayor importancia a la utilización del agua durante todo el proceso fisiológico de las plantas tener una mayor importancia en el tema relaciones hídricas al momento de utilizarlo en temas de agricultura
- ❖ Aprendimos a darle una gran importancia el tema de relaciones hídricas ya que es de mucha importancia al momento de relacionarlo con el tema de agricultura y durante todo el proceso fisiológico de la planta
- ❖ El agua tiene una importancia impresionante en el tema del ciclo de vida de los vegetales para todos su proceso fisiológico

## RUSTICACIÓN

Es un término botánico utilizado para describir su habilidad de sobrevivir a condiciones adversas de crecimiento. Normalmente se limita a debates sobre adversidades climáticas. Así, la capacidad para tolerar frío, calor, sequía, o viento, se consideran típicamente medidas de rusticidad. En latitudes templadas, el término es más frecuentemente usado para describir resistencia al frío, o *rusticidad al frío* y generalmente se mide por las temperaturas más bajas que una planta puede soportar.

La rusticidad de una planta se divide en tres categorías; susceptible, sensible, medio resistente y rústica.

Las plantas varían mucho en su tolerancia a condiciones de crecimiento. La selección o mejoramiento de variedades capaces de soportar particulares formas climáticas es una parte importante de la agronomía (agricultura, horticultura). Las plantas pueden rusticarse, adaptándose a alguna extensión de cambios del clima. Parte del trabajo de los invernáculos consiste en la rusticación de plantas, para prepararlas a condiciones posteriores de crecimiento en el campo.

La rusticidad vegetal se define por su extensión nativa geográfica: longitud, latitud y elevación. Esos atributos se suelen simplificar definiendo la zona de rusticidad.

## EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA

La disponibilidad de agua es el principal factor limitante de la producción agrícola y ganadera en ambientes de clima mediterráneo. Limitación que, ante las previsiones de Cambio Climático Global realizadas por organismo internacionales, serán mucho mayores en los próximos años. En este escenario, la eficiencia en el uso de los recursos hídricos debe ser un aspecto transversal de las políticas públicas que debe, por tanto, ser afrontado desde diversos puntos de vista. En este sentido, uno de los temas claves a considerar es la eficiencia con la que las plantas usan el agua.

## SEQUÍA Y FACTORES AMBIENTALES Y MULTIPLES

El deterioro ambiental por las actividades humanas

no es un fenómeno reciente; prácticamente, desde su aparición el hombre ha transformado su medio natural en un intento por apropiarse de los recursos que la naturaleza le brinda. En la actualidad, estos cambios han mostrado un grado de transformación tal, que ponen en peligro la capacidad de equilibrio para sostenimiento de la vida humana (Ehrlich y Erlich, 1991).

Los hidatodos pueden ser de dos tipos:

**Pasivos:** Aquí estos eliminan agua por ósmosis cuando aumenta la presión radical.

**Activos:** Aquí son las glándulas que trabajan independientemente de la presión radical.

El agua se mueve como un continuo en el sistema suelo-planta-atmósfera, el que es controlado en la interface entre las hojas y la atmósfera. Así, los cambios en la disponibilidad de agua de la planta generan una respuesta a nivel foliar. La respuesta puede ser medida a través de parámetros fisiológicos como el potencial hídrico, la conductancia estomática y la diferencia de temperatura con el aire. Estos parámetros, que permiten hacer un seguimiento del estado hídrico de la planta muestran una gran variabilidad de acuerdo a las condiciones ambientales. En el último tiempo se han desarrollado técnicas capaces de integrar la respuesta de las plantas en un período de tiempo. Estas técnicas se basan en la determinación de la composición isotópica de  $^{13}\text{C}$  y  $^{18}\text{O}$  de los tejidos. Ellas permiten inferir el origen del agua, el tipo de metabolismo de las plantas, la tasa fotosintética, la eficiencia de transpiración y permiten determinar si cambios en la eficiencia de transpiración se deben a cambios en transpiración y/o a cambios en carboxilación. Además, al integrar respuestas en un período de tiempo, se detectan cambios pequeños, que las observaciones puntuales difícilmente podrían mostrar. Los parámetros pueden usarse en selección indirecta de genotipos de trigo de alto rendimiento potencial y de alto rendimiento bajo sequía. Recientemente nuestro Laboratorio los está utilizando con éxito en el estudio de la respuesta de *Prosopis tamarugo* al descenso del nivel freático en el norte de nuestro país.

Todo cultivo requiere de un volumen determinado de agua para crecer, desarrollarse y producir, pero no toda el agua que se aplica en un riego, o que es aportada por las lluvias, es utilizada por ellos. Para lograr el máximo aprovechamiento del agua es esencial conocer algunos factores ambientales, como el suelo y el clima, donde la planta se desarrolla.

Existen las llamadas necesidades netas y las necesidades brutas de los cultivos.

Las necesidades netas se relacionan con la cantidad de agua usada por la planta, en transpiración y crecimiento, además de aquella evaporada directamente desde el suelo adyacente, incluidas el agua de rocío y de lluvia. Se expresa normalmente en mm por día o por mes.

También se puede expresar en m<sup>3</sup> por superficie. Las necesidades netas de un cultivo dependen de la localidad y del largo del período vegetativo del cultivo. Por ejemplo, en maíz puede variar desde 5.171 m<sup>3</sup> en un cultivo de 110 días, en la zona de Melipilla, hasta 9.008 m<sup>3</sup> en un maíz de 180 días, en Santiago. Asimismo las necesidades varían de acuerdo a las etapas fenológicas del cultivo, por ejemplo, el duraznero en la fase de división celular.

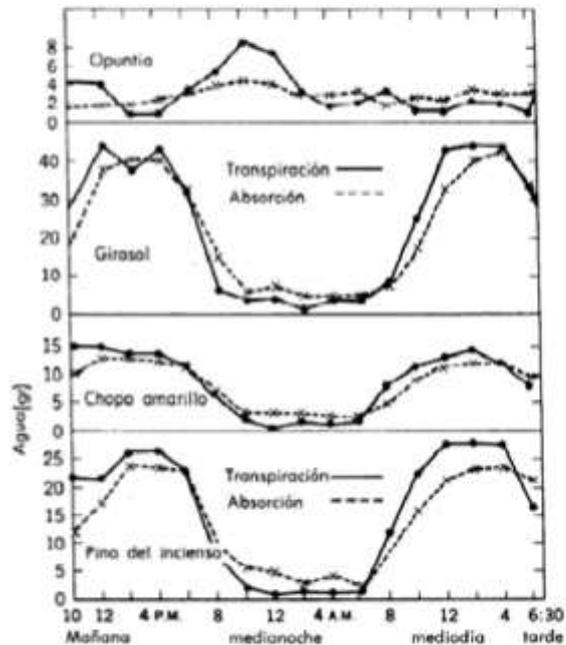
### **BALANCE HÍDRICO DE LA PLANTA**

El balance hídrico de la planta como indicativo de su estatus hídrico, depende de la velocidad relativa con que se absorbe agua por la raíz y se pierde por transpiración; los dos procesos están acoplados por las columnas de savia del xilema, pero no siempre operan sincrónicamente debido a la capacitancia, factor de almacenamiento de agua generado en las células del parénquima de hojas tallos y raíces.

En general, en la mañana la absorción de agua se retrasa de la transpiración y este evento resulta en pérdida de turgor y marchitamiento hacia el medio estatus de agua no puede predecirse a partir de las medidas de humedad del suelo, sino que debe ser medido directamente sobre la planta.

**Fig. 61.- Retraso de la absorción con respecto a la transpiración en un día cálido de verano, en plantas de cuatro especies. Las plantas se fijaron a la base de recipientes autoirrigados por un sistema, que permitió medir la pérdida y la absorción de agua.**

**En *Opuntia*, especie MAC, la máxima transpiración ocurre al final de la tarde. La transpiración del girasol, desciende hacia el medio día, posiblemente por déficit temporal de agua y cierre parcial de estomas (De Kramer, 1969).**



## EL CONTINUÓ SUELO-PLANTA-ATMÓSFERA Y SU ANALOGÍA CON LA LEY DE OHM

El agua siempre se mueve hacia las regiones con menor potencial hídrico o energía libre.

**Figura 62.- rutas del agua. Sin incluir la señalización descrita en la regulación estomática.**



Entre los mecanismos de transporte que permiten el movimiento del agua desde el suelo, a través de la planta hacia la atmósfera se incluye el flujo masivo del agua a través del xilema, manejado por gradientes de presión, la difusión de la fase gaseosa a través de los espacios aéreos del parénquima foliar hacia la atmósfera, impulsada por diferencias de concentración del vapor

de agua y transporte de agua a través de las membranas cuando las células absorben agua y cuando las raíces la transportan desde el suelo hasta el xilema, en este caso el movimiento es manejado por diferencias de potencial hídrico.

El concepto del continuo suelo-planta-atmósfera (SPAC), enfatiza en las interrelaciones entre los factores del suelo, la planta y la atmósfera que determinan el estatus hídrico de la planta. La ecuación del flujo de agua a través del SPAC, es similar a la del flujo de electricidad a través de un sistema conductor y generalmente se nombra en analogía con la ley de Ohm.

El modelo permite analizar la forma en que varios factores afectan el flujo de agua a través del SPAC; es sencillo porque asume un flujo de estado constante y una resistencia también constante, pero estas condiciones raramente se presentan.

La planta absorbe el agua desde suelo por sus raíces. Ambos, suelo y planta, están sometidos a los efectos de la lluvia, el sol y viento, que generan un mayor o menor grado de evaporación desde el suelo y transpiración de las plantas. Este proceso se conoce como evapotranspiración.

### **Sistema de raíces**

Las raíces absorben agua del suelo, que luego es llevada a través de la planta. Gran parte del agua se recoge a través de los filamentos de las raíces, que son pequeñas raicillas que penetran en el suelo alrededor de las raíces y aumentan el área de la superficie de la raíz. El agua es un disolvente que mueve minerales del suelo a través de la planta. Cuando el suelo se seca, el crecimiento de las raíces disminuye. Si el suelo está saturado con agua, las raíces podrían ahogarse.

### **Fotosíntesis**

El agua se utiliza para los procesos químicos y bioquímicos que apoyan el metabolismo de la planta. La planta utiliza la luz del sol para dividir el agua en hidrógeno y oxígeno. El hidrógeno luego utiliza dióxido de carbono en el aire para hacer azúcar. El oxígeno se desecha a la atmósfera como vapor de agua.

Las plantas utilizan el oxígeno para quemar el azúcar y producir energía para los procesos vitales. El único propósito de las hojas es recoger la luz y hacer azúcar. Las hojas sacan agua de las raíces y el aire entra en las hojas a través de pequeños orificios llamados estomas.

Los estomas abiertos no sólo dejan entrar el aire, sino también hacen que la planta pierda agua por evaporación. Sin estos agujeros cerca para conservar el agua, la fotosíntesis y la producción de azúcar se detendrían.

## Crecimiento

La división celular y la expansión de las células son las dos formas en que crecen las plantas. Las células crecen tomando agua. La división celular crea células adicionales, mientras que la expansión de células crea un aumento en el tamaño de la célula. Si el agua está limitada durante períodos de crecimiento, el tamaño final de las células disminuirá, lo que conduce a menos hojas y de menor tamaño, frutas más pequeñas, con tallos más cortos y gruesos y un sistema radicular más pequeño. La falta de agua resulta en plantas más pequeñas y débiles. Para las plantas frutales, un momento crítico es después de la floración, cuando el fruto comienza a crecer. Las frutas, los brotes y las hojas nuevas requieren mucha agua y casi todo el azúcar que las hojas producen. La falta de agua reduce el crecimiento de nuevos brotes y hojas, lo que significa menos azúcar disponible para el crecimiento del fruto. El crecimiento del sistema radicular se ralentiza, lo que podría necesitar un mayor riego para mantener las raíces húmedas.

## Marchitez

Las plantas bien regadas mantienen su forma a causa de la presión interna del agua en las células, llamada presión de turgencia. Cuando no hay suficiente agua, la presión disminuye y hace que la planta se marchite. Esta presión es también esencial para la expansión de las células vegetales, que conduce al crecimiento de las plantas.

## Estrés hídrico

El agua regula la apertura y cierre de los estomas, que a su vez regula la transpiración y la fotosíntesis. Si hay muy poca agua disponible para el sistema de raíces, la planta reducirá la cantidad de agua perdida por transpiración. Esto hace que la fotosíntesis se reduzca debido a que es necesario que el dióxido de carbono entre en la planta a través de los estomas. Una disminución en el resultado de la fotosíntesis resulta en la disminución de los rendimientos de los cultivos.

## FACTORES QUE AFECTAN LAS TASAS DE TRANSPIRACIÓN

**Factores de la Planta.**- Los factores asociados a las plantas ayudan a controlar las tasas de transpiración al oponer resistencia al movimiento del agua fuera de la planta.

**Estomas.**- Los estomas son pequeños poros en las hojas que permiten la salida de agua y la entrada de bióxido de carbono. Unas células especiales llamadas células guardan u oclusivas controlan la apertura o cierre de cada uno de estos poros. Cuando los estomas están abiertos, las tasas de transpiración aumentan; cuando están cerrados, la transpiración disminuye.

- ❖ Los estomas son el único mecanismo de las plantas para controlar las tasas de transpiración en el corto plazo.
- ❖ El aparato estomático está compuesto de dos **células oclusivas** que rodean el poro u **ostíolo**, dos o más células subsidiarias y una cavidad

subestomática. La estructura precisa del aparato estomático puede variar considerablemente de una especie a otra, pero **los cambios en el tamaño del poro se deben a cambios en la presión de turgencia entre las células oclusivas y las células acompañantes; un aumento de volumen de las células oclusivas o una disminución de volumen de las células acompañantes resulta en la apertura estomática.** Una característica distintiva de las células oclusivas es que están engrosadas y pueden tener hasta 5mm de espesor, en contraste con una célula epidérmica típica que tiene 1 a 2 . **La pared cóncava que bordea el poro es engrosada, mientras que la pared dorsal, que limita con las células epidérmicas es delgada.** La disposición de las microfibrillas de celulosa, que refuerzan la pared celular, determinan la forma de la célula, y juegan un papel importante en la apertura y cierre del poro estomático. Las células oclusivas de forma arriñonada, tienen **microfibrillas de celulosa** que se extienden radialmente hacia fuera desde el poro en forma de abanico, esto se llama micelación radial. Cuando la célula oclusiva absorbe agua aumenta su longitud, especialmente a lo largo de la pared dorsal, que produce el hinchamiento hacia fuera. Las microfibrillas tiran (halan) la pared interna que bordea el poro con ellas, lo que produce la apertura del estoma.

**Abren el estoma cuando están turgentes y  
Cierra el estoma cuando pierden turgencia.**

**Control de la apertura y cierre estomático:**

Los estomas responden rápidamente a una iluminación con **luz azul**, la cual está localizada en la célula oclusivas. La luz es la señal ambiental que controla el movimiento de los estomas de las hojas de plantas bien irrigadas, que crecen en un ambiente natural. El estoma se abre cuando la intensidad de la luz aumenta y se cierra cuando disminuye. La apertura estomática y la fotosíntesis muestran paralelismo, responden a las radiaciones de longitud de onda de 400 - 700 nm. Los cloroplastos de las células oclusivas se hinchan cuando se iluminan con luz azul, indicando que la luz azul ejerce su estímulo en el interior de la célula oclusiva. La luz estimula la absorción de iones y la acumulación de solutos orgánicos, lo que disminuye el potencial osmótico (aumenta la presión osmótica). Esto resulta en el flujo de agua hacia dentro, lo que produce un aumento de la presión de turgencia y la apertura del estoma.

- La apertura estomática está asociada a la acumulación de potasio  $K^+$  y el cierre a la disminución de sacarosa. ¡La necesidad de una fase osmóticamente regulada mediante una variación del contenido de potasio y sacarosa no está muy clara! El ión potasio aumenta con la salida del sol. Los solutos osmóticamente activos que se presentan en las células oclusivas se originan de la siguiente forma:

1. La acumulación de  $K^+$  y  $Cl^-$  acoplada a la biosíntesis de malato  $2^-$ .
2. La producción de sacarosa mediante la hidrólisis de almidón.
3. La producción de sacarosa mediante fijación de  $CO_2$  en los cloroplastos de las células oclusivas.
4. La acumulación de sacarosa intracelular generada por fotosíntesis de las células del mesófilo.

- ❖ Durante el proceso de apertura estomática opera en la membrana de la célula oclusiva una proteína **ATP-asa** que bombea protones  $H^+$  hacia la parte externa, o espacio intracelular que rodea la célula oclusiva lo que genera un gradiente de potencial electroquímico que actúa como fuerza motora para la acumulación de iones  $K^+$  y  $Cl^-$  y la formación en la vacuola del anión orgánico malato  $^{2-}$ .
- ❖ El ion  $Cl^-$  se acumula en la célula oclusiva durante la apertura estomática y se expulsa con el cierre del estoma. El anión orgánico malato  $^{2-}$  disminuye durante el cierre del estoma. El cierre del estoma hacia el atardecer va acompañado con una disminución de sacarosa.
- ❖ **La acumulación de solutos osmoticamente activos en las células oclusivas provoca la acumulación de agua, un aumento en la presión de turgencia y finalmente la apertura del estoma.**
- ❖ La sustancia receptora de la luz azul en la célula oclusiva es un carotenoide cloroplástico, llamado **zeaxantina**.

### **OTROS FACTORES QUE AFECTAN LA APERTURA Y CIERRE ESTOMÁTICO**

- ❖ La apertura y cierre estomático varía con un ritmo circadiano ( día / noche). La luz normalmente induce, a través de una elevación del potencial hídrico la apertura estomática.
- ❖ La apertura estomática ocurre cuando disminuye la concentración de  $CO_2$  en la célula oclusiva como resultado de la fotosíntesis, mientras que se cierra al aumentar esta concentración, inclusive en presencia de luz. Las células oclusivas son muy sensibles al estrés hídrico.
- ❖ Una pérdida localizada de la turgencia produce plasmólisis de las células oclusivas y un cierre del estoma.

El ácido abscísico (ABA) también regula el intercambio de gas y vapor de agua entre las hojas y la atmósfera mediante sus efectos sobre las células oclusivas de los estomas. Determina que los estomas se cierren y evita también su apertura que normalmente causa la luz. Ambos procesos involucran canales iónicos en la membrana plasmática de las células oclusivas. La primera respuesta de las células oclusivas al ácido abscísico es la apertura de los canales del  $Ca^{+}$  y la entrada de calcio en la célula. Este calcio determina que la vacuola de la célula también libere calcio. El aumento de la concentración de calcio conduce a una cadena de acontecimientos que determinan la apertura de los canales del potasio y la liberación de  $K^+$  /  $Cl^-$  / malato $^{2-}$  y de agua, y el cierre de los estomas a medida que las células oclusivas se aflojan y colapsan juntas.

La toxina fusicoccina, producida por el hongo *Fusicoccum amygdali* provoca la apertura de los estomas y por lo tanto el marchitamiento. Esta toxina probablemente actúa activando la bomba de protones y la penetración de  $H^+$ . Una fitotoxina de *Bipolaris maydis* causa parálisis estomática.

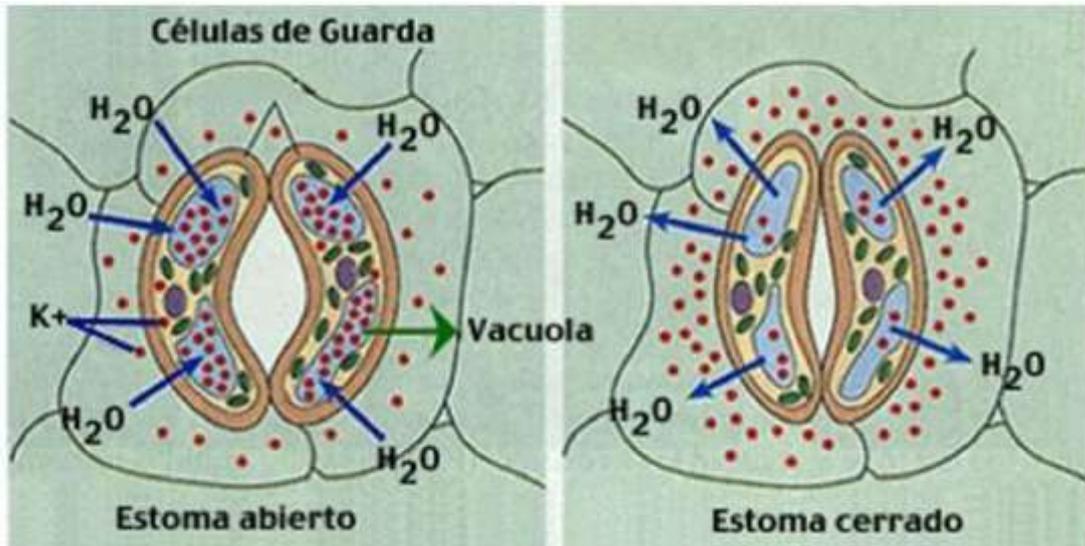


Figura 63.- Rutas del agua ante la apertura y cierre estomática.

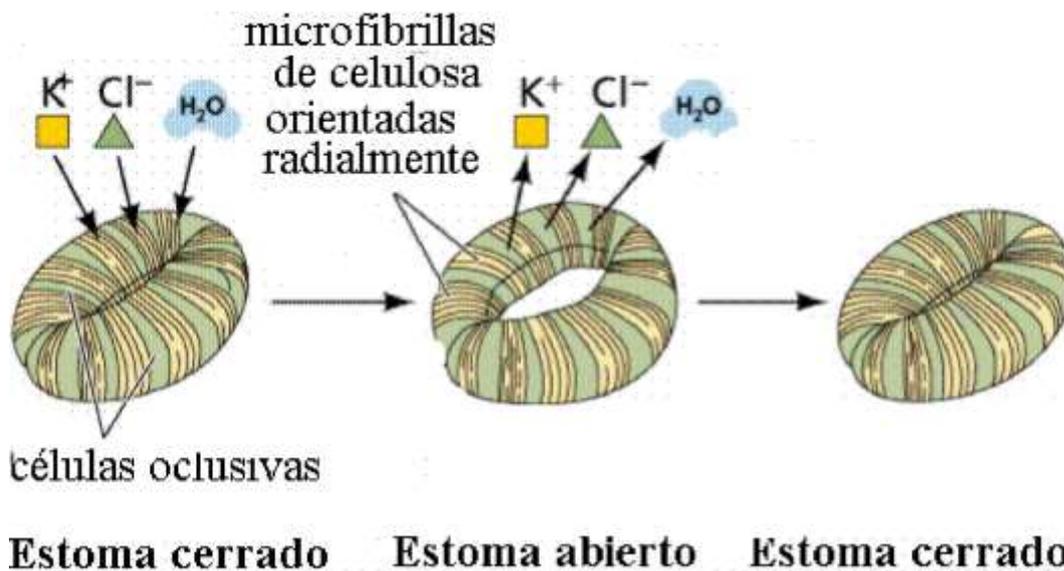
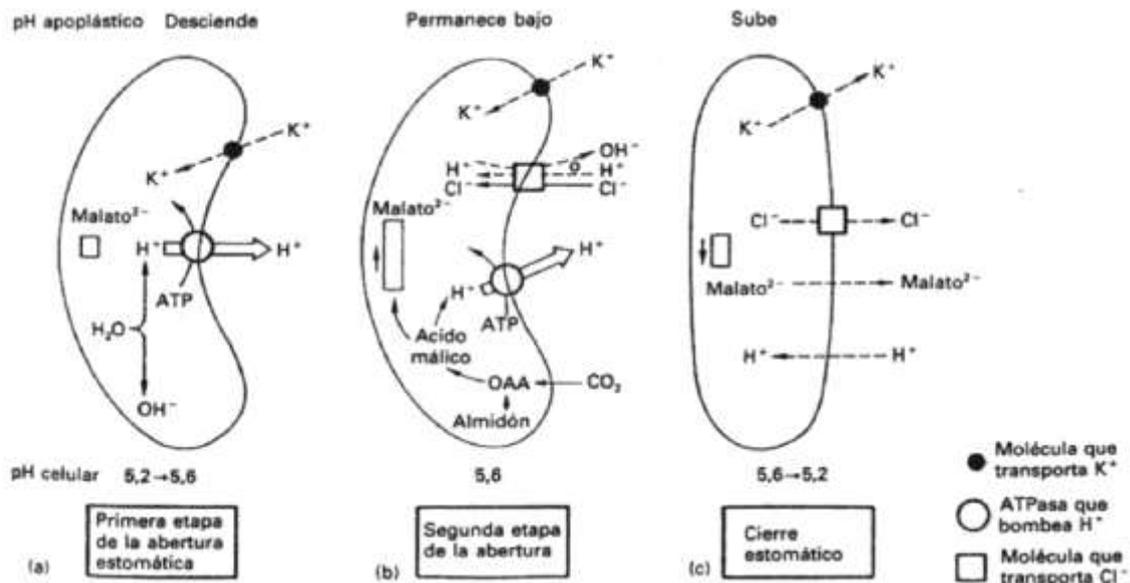


Figura 64.- Aspectos de los estomas ante la entrada y salida de  $K^+$ ,  $Cl^-$  y  $H_2O$ .



**Figura 65.- Rutas de señalización descritas en la regulación de apertura y cierre estomático.**

<https://www.google.com/search?q=Estomas+y+mecanismo+de+cierre+y+apertura&client>

**Cutícula-** La cutícula es la capa cerosa presente en todos los órganos aéreos de las plantas y sirve como una barrera al movimiento del agua fuera de las hojas. Debido a que la cutícula está formada de cera, es altamente hidrofóbica (repelente al agua); por lo tanto, el agua no se mueve fácilmente a través de ella. Entre más gruesa sea la cutícula, menor será la transpiración. El grosor de la cutícula varía ampliamente entre las especies de plantas. En general, las plantas de climas secos y cálidos presentan cutículas más gruesas que las plantas de climas húmedos y fríos. Además, las hojas que se desarrollan bajo la luz solar directa tendrán cutículas más gruesas que las hojas que se desarrollan bajo condiciones de sombra.

- Las hojas expuestas a la luz tienen cutículas más gruesas que las hojas sombreadas y presentan menores tasas de transpiración.

**Factores Ambientales-** Algunas condiciones ambientales conforman la fuerza motriz para el movimiento del agua fuera de la planta. Otros alteran la capacidad de las plantas para controlar la pérdida de agua.

**Humedad relativa-** La humedad relativa (HR) es la cantidad de vapor de agua presente en el aire comparada con la cantidad que el aire podría potencialmente retener a una temperatura determinada. El aire en los espacios intercelulares de una hoja hidratada podría tener una HR cercana al 100%, como la que tendría la atmósfera en un día lluvioso. Cualquier reducción en el agua contenida en la atmósfera crea un gradiente para que el agua se mueva de las hojas a la atmósfera. A menor HR, menor contenido de humedad en la atmósfera y por lo tanto una mayor fuerza motriz para la transpiración. Cuando

la HR es alta, la atmósfera contiene más humedad, lo que reduce la fuerza motriz para la transpiración.

**Temperatura-**La temperatura influye considerablemente sobre la magnitud de la fuerza motriz para el movimiento del agua fuera de la planta, más que tener un efecto directo sobre los estomas. Conforme la temperatura sube, la capacidad del aire para retener humedad se incrementa de forma considerable. La cantidad de agua no cambia, pero si la capacidad del aire para retenerla. Debido a que el aire caliente puede retener más cantidad de agua, su HR es menor y es un aire 'más seco'. En el caso opuesto, ya que el aire frío tiene una menor capacidad de retención de humedad, su HR es mayor y es por lo tanto un aire 'más húmedo'.

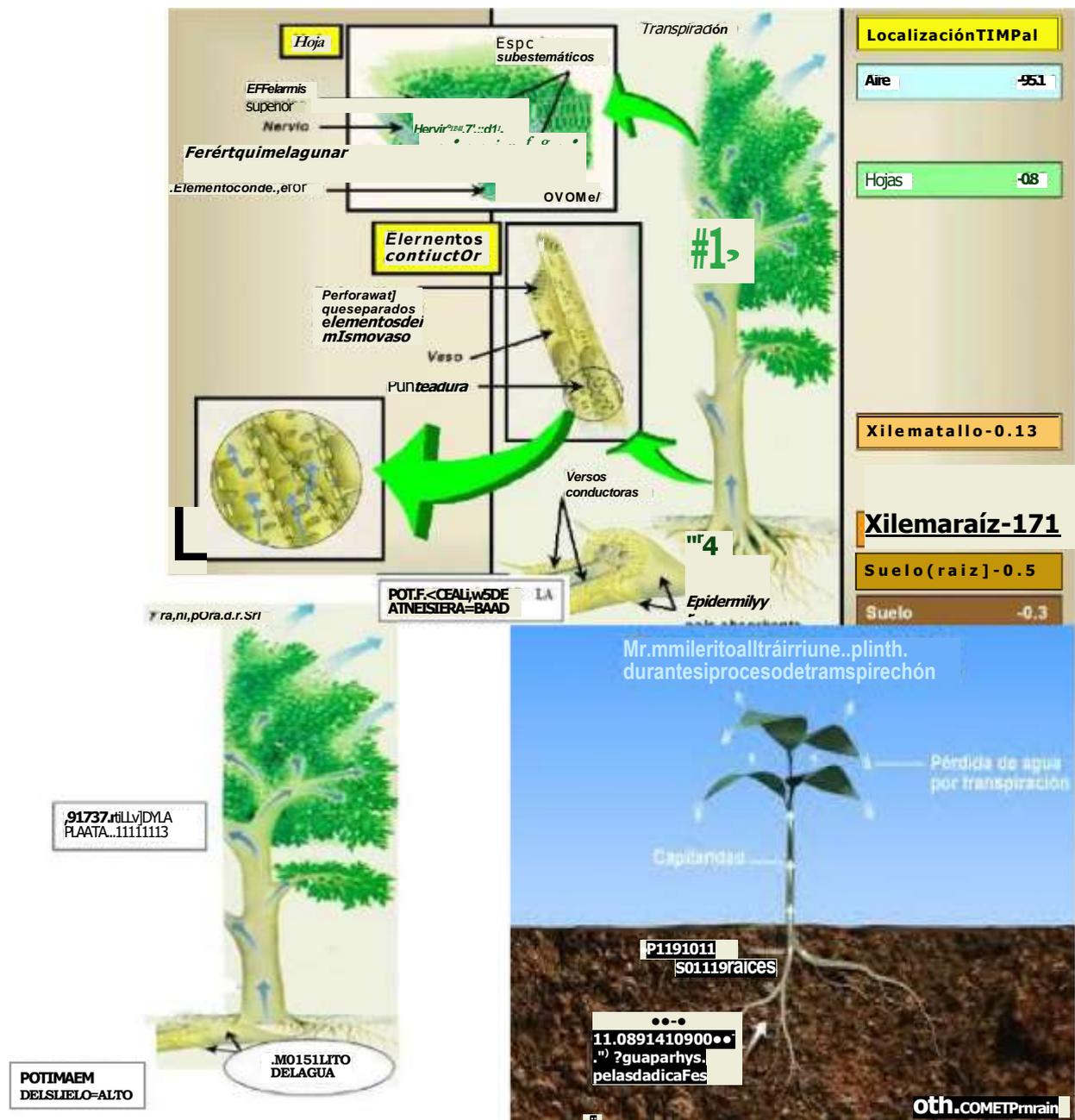
- ❖ El aire caliente retiene más agua y crea una mayor fuerza motriz para impulsar el movimiento del agua fuera de la planta, incrementando las tasas de transpiración.

**Humedad del suelo-** El suelo es la fuente de agua para la transpiración de las plantas. Con un adecuado contenido de humedad en el suelo, las plantas por lo regular muestran mayores tasas transpiratorias, ya que el suelo abastece el agua

**Luz-**La luz promueve la apertura de estomas para que los procesos fotosintéticos dependientes de la luz puedan ocurrir. En la mayoría de las plantas, los estomas cierran en la oscuridad; sin embargo, los bajos niveles de luminosidad al amanecer pueden inducir la apertura de los estomas para que el bióxido de carbono está disponible para la fotosíntesis tan pronto como la luz del sol alcanza las hojas de las plantas. Los estomas son especialmente sensitivos a la luz azul, predominante al amanecer.

- ❖ Niveles de luminosidad de una milésima parte de la luz solar pueden inducir la apertura de los estomas.

**Viento-** El viento puede modificar las tasas de transpiración de las plantas removiendo la capa límite, la capa de aire inmóvil que rodea a las hojas. Al reducir la capa límite, el viento incrementa la salida de agua de las hojas ya que la ruta para que ésta alcance la atmósfera se acorta.



Figuras 66.- Rutas del agua en la planta

## TRANSPORTE DE SUSTANCIAS ORGÁNICAS

Introducción, Estructura del floema, morfología del sistema conductor, Composición química del jugo floemático. Caracterización del transporte. Factores que influyen sobre el transporte. Mecanismos de transporte por el floema.

### INTRODUCCIÓN

Las plantas fabrican sustancias orgánicas en las hojas y sólo si se encuentran expuestas a la luz. La fabricación de materia orgánica se denomina fotosíntesis. Este proceso necesita:

- *Sustancias inorgánicas*: son el CO<sub>2</sub>, el agua y las sales minerales.
- *Órganos fotosintéticos*: como las hojas. Sus células están provistas de cloroplastos que contienen clorofila, que da el color verde a las plantas.

Trata de la naturaleza de las sustancias transportadas y de los elementos constitutivos del floema, de los mecanismos que permiten el movimiento de nutrientes a través de los tubos cribosos, así como de los mecanismos de carga y descarga en órganos fuente y sumidero.

El desarrollo del floema comienza a prosperar en el S. XIX, y se basa fundamentalmente en la técnica de anillamiento de la corteza para observar lo que sucedía. Los elementos situados por debajo presentaban déficit de crecimiento pero los de arriba no. Esta técnica fue muy útil para el estudio del floema, y fue utilizada por STEPHEN HALES, pero también ayudó a los demás investigadores a razonar sus conclusiones.

Nageli (1858) sugiere que la sabia elaborada se transporta por el floema, phloios=corteza (el floema esta por fuera).

Mason Y Maskell (1928) descortezamiento y análisis de azúcares, oscilaciones diurnas; concluye que el floema es el tejido transportador de azúcares.

Curtis (1935) demuestra la existencia de transporte ascendente-descendente

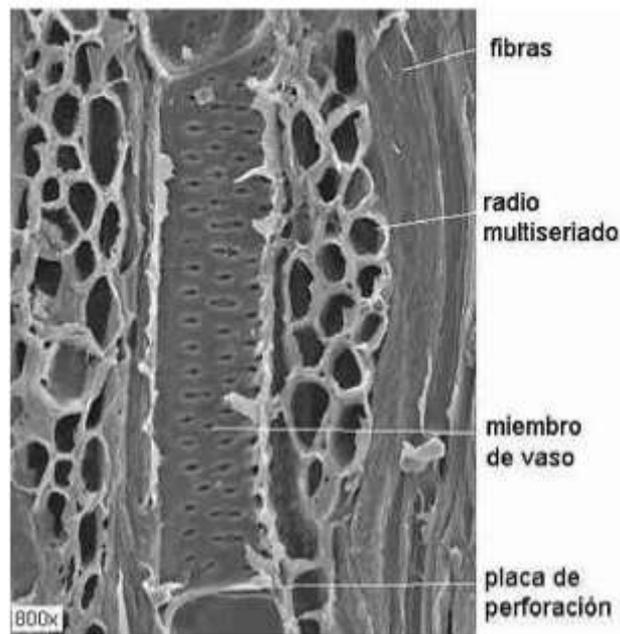
Hartig (1837) descubridor de los tubos cribosos y de la exudación del xilema y floema. Descortezamiento anular. Técnica desarrollada por S Hales en 1727.

### ESTRUCTURA DEL FLOEMA

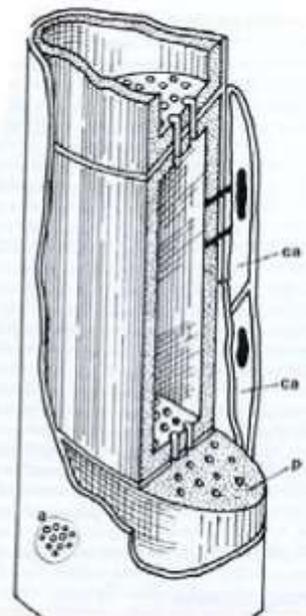
El floema es un tejido complejo, tanto morfológica como fisiológicamente. Sus componentes básicos son los elementos cribosos que pueden ser de dos tipos:

- Células cribosas
- Elementos de los tubos cribosos

Se distinguen por el grado de diferenciación de sus áreas cribosas y por la distribución de las áreas sobre la pared celular. Desde un punto de vista filogenético, se considera a las células cribosas como precursoras de los elementos de los tubos cribosos.



**Figura 67.- Elementos del floema. Nótese las perforaciones de la tráquea**



Otros componentes básicos del floema son:

- Las células parenquimáticas (células acompañantes, células albuminosas, parénquima floemático,...)
- Fibras
- Esclereidas

**Figura 68.- Representación esquemática de un criboso y sus células acompañantes. Ca: células acompañantes, p: placa cribosa; a: área cribosa.**

En los elementos cribosos se encuentra una sustancia más o menos viscosa, denominada originalmente mucílago (smile) y hoy denominada, dado su naturaleza proteica, **proteína -P** (phloem-protein).



**Fig. 69.- corte transversal de floema y sus estructuras.**

Es un componente muy característico del protoplasto de los elementos de los tubos cribosos de dicotiledóneas, mientras que su aparición en monocotiledóneas es muy esporádica.

Ocupa una posición parietal en el elemento criboso maduro. Puede presentarse bajo forma amorfa, tubular, filamentosa o cristalina, dependiendo de la especie y del estado de diferenciación del elemento criboso.

Algunos autores dicen que esta **proteína-p** se localiza en los elementos maduros taponando los poros, mientras que otros dicen que la **proteína-p** en los poros es artefacto de la metodología.

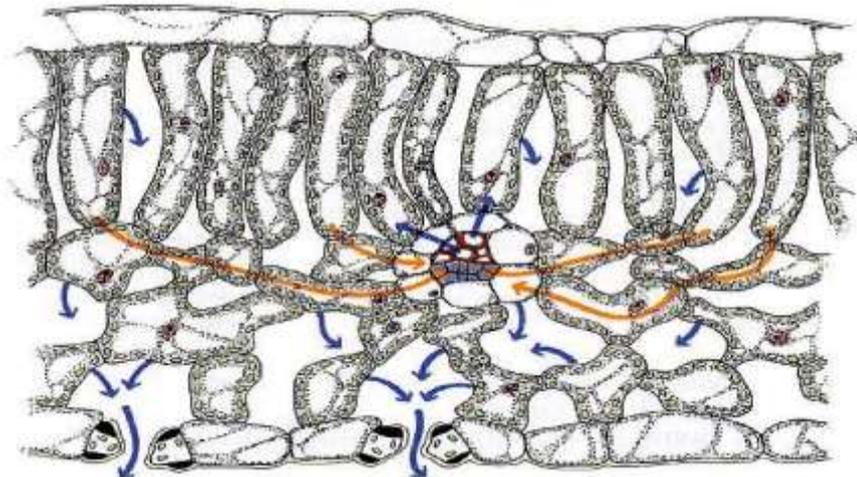
### **El Floema Como Sistema Conductor De Solutos.**

La actividad metabólica de los diferentes órganos (o partes de órganos vegetales) requiere el aporte de fotoasimilados en cantidades diversas (**Figura 68**). En algunos casos, los procedentes de la actividad fotosintética de ese órgano, o bien de la hidrólisis de reservas acumuladas previamente en él, pueden satisfacer y sobrepasar los niveles señalados por estas necesidades; el órgano se autoabastece y está en condiciones de *exportar* fotoasimilados. En otros casos, el órgano puede ser claramente deficitario y debe *importar* fotoasimilados. El transporte de fotoasimilados a larga distancia, de un órgano a otro, se denomina **translocación** y se lleva a cabo, en general, por el *floema*

Los fotoasimilados (sustancias sintetizadas a partir del CO<sub>2</sub> y de la energía solar) son empleados por las células para la obtención de energía metabólica, para los procesos de biosíntesis celular, o son almacenados para ser usados posteriormente.

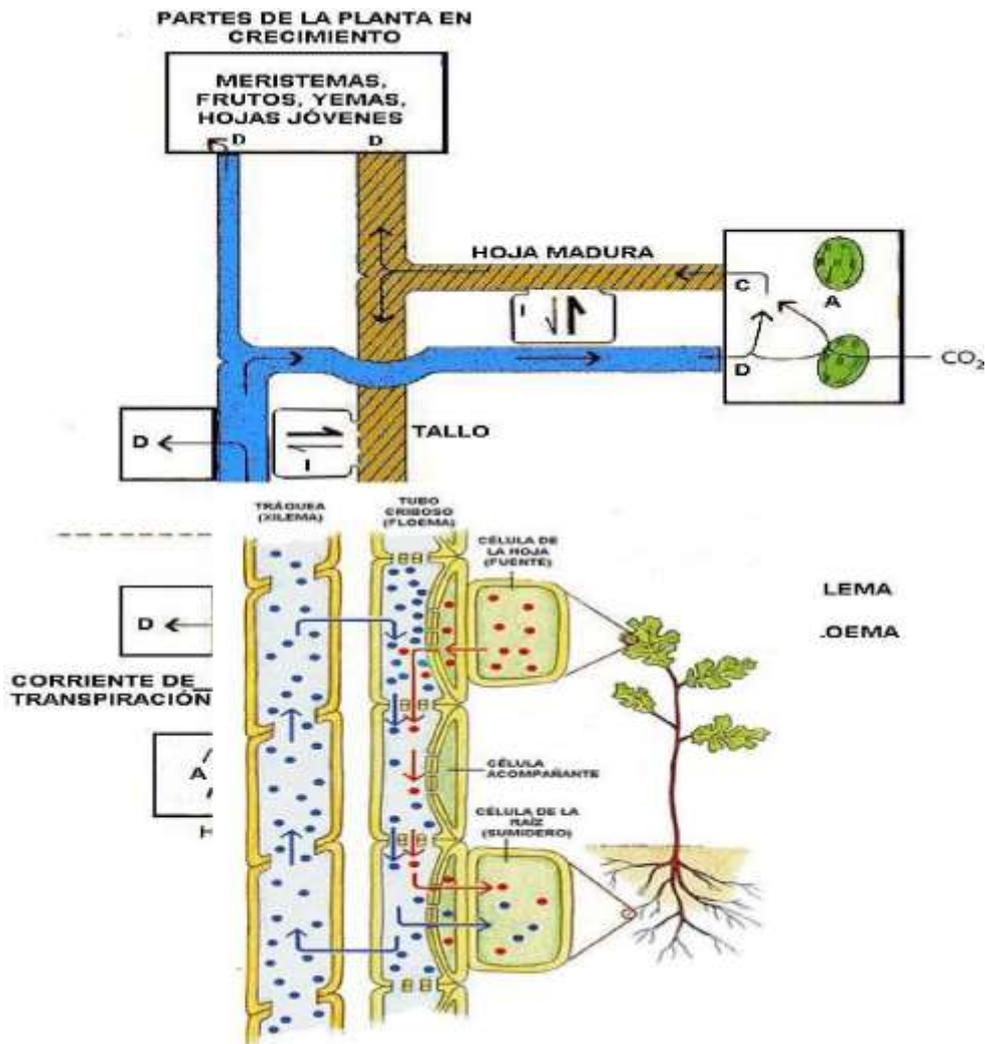
El xilema y el floema juntos forman un sistema vascular continuo que penetra prácticamente en todas las partes de la planta. Así como el agua y los solutos inorgánicos ascienden a través del xilema, o corriente de transpiración, los azúcares manufacturados durante la fotosíntesis salen de la hoja a través del floema, o *corriente de asimilables* (**Figura 70**) hacia lugares donde se utilizan, como el vástago en crecimiento y la caliptra de la raíz, y a lugares de almacenamiento como frutos, semillas y el parénquima de almacenamiento de tallos y raíces.

Diagrama de la hoja que muestra los caminos seguidos por las moléculas de agua de la corriente de transpiración a medida que se mueven desde el xilema de un vaso menor hacia las células mesofílicas, se evaporan de las superficies de las paredes de las células mesofílicas, y se difunden después fuera de la hoja a través de un estoma abierto (líneas continuas). También se muestran los caminos seguidos por las moléculas de azúcar producidas durante la fotosíntesis a medida que se mueven desde las células mesofílicas al floema del mismo vaso y entran en la corriente de asimilación. Se cree que las moléculas de azúcar producidas en el parénquima en empalizada se dirigen al parénquima esponjoso y después lateralmente al floema a través de las células esponjosas.



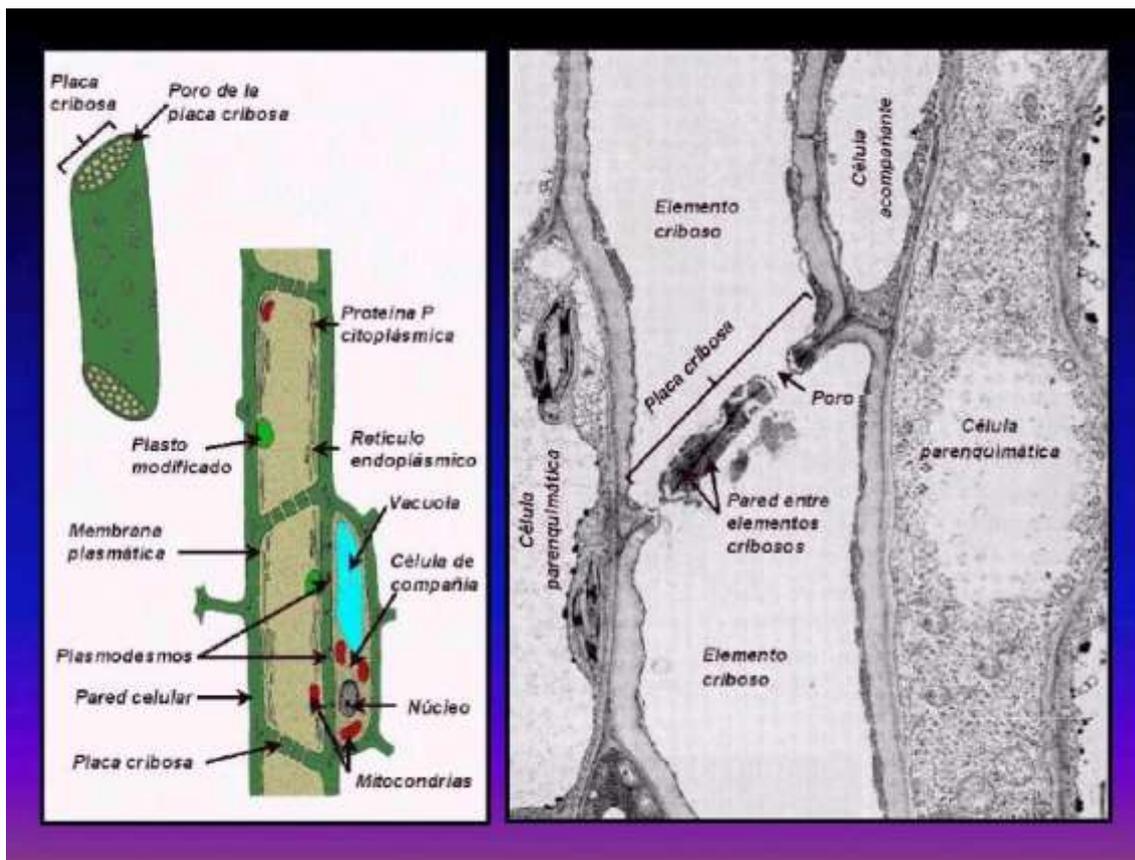
**Figura 70.- Diagrama que muestra los elementos básicos en la circulación del agua, iones inorgánicos, y fotoasimilados en la planta.**

El agua y los iones inorgánicos que absorbe la raíz se mueven hacia arriba por el xilema en la corriente de transpiración. Parte se mueve lateralmente hacia los tejidos de la raíz y del tallo, mientras que otra parte es transportada hacia zonas de la planta en crecimiento y hojas maduras. En las hojas, cantidades sustanciales de agua e iones inorgánicos son transferidos al floema y son exportados con sacarosa y la corriente de asimilación. Las partes de la planta en crecimiento, que son relativamente inefectivas capturando agua a través de la transpiración, reciben muchos de sus nutrientes y agua vía el floema. El agua y los solutos que entran en las raíces en el floema se pueden transferir al xilema y ser recirculados en la corriente de transpiración. La letra A indica sitios especializados en la absorción y asimilación de materias primas del entorno. C y D designan sitios de carga y descarga, respectivamente, e I, puntos principales de intercambio entre el xilema y el floema.



**Figura 71.-** Las células conductoras del floema de las Angiospermas son los elementos cribosos que carecen de núcleo y de la mayoría de los orgánulos, pero son ricos en una proteína filamentososa específica del floema, llamada proteína P. Los elementos cribosos forman series longitudinales llamadas tubos cribosos.

Los elementos cribosos presentan poros, que forman áreas cribosas en las paredes laterales, y placas cribosas en las paredes transversales. Las placas cribosas posibilitan la comunicación y amplia continuidad citoplasmática entre elementos cribosos de un mismo tubo criboso (**Figura 72**).



**Figura 72.- Tejido del floema y Estructura interna de los tubos cribosos.**  
**En la izquierda podemos observar un esquema de los elementos de los tubos cribosos. En la derecha se observa una micrografía electrónica de transmisión de una placa cribosa en sección longitudinal.**

El floema es el tejido conductor especializado en la translocación de fotoasimilados. El movimiento de este contenido puede ser tanto ascendente como descendente y sus diferentes componentes pueden moverse en sentidos contrarios, aún dentro de un mismo haz conductor.

### **SUSTANCIAS QUE SE TRASLADAN POR EL FLOEMA**

El conocimiento de la naturaleza química de las sustancias transportadas por el floema es muy interesante por varios aspectos:

- Permite una mejor comprensión de las relaciones metabólicas entre las diferentes partes de una planta durante su desarrollo.
- Puede dar algunas indicaciones sobre el mecanismo de transporte.
- El conocimiento de qué sustancias pueden y cuales no pueden ser transportadas por el floema es de gran utilidad para el uso de herbicidas y fertilizantes adecuados.

Uno de los métodos más antiguos para determinar las sustancias transportadas por el floema consiste en una simple incisión en la corteza que interese los elementos conductores funcionales del mismo. Este método puede ser bueno con especies arbóreas, pero no sirve con las herbáceas. Tampoco sirve en las plantas con células cribosas como las gimnospermas.

La técnica del estilete de áfidos también suministra por exudación jugo flemático; el problema principal es el de obtener cantidades suficientes de exudado para poder realizar análisis relevantes.

Estudios con marcadores radioactivos, muestran como el transporte descendente de iones es realizado a través del floema, y también un transporte ascendente aunque muy poco. Biddulph y Markle (1944) estudiaron la procedencia de estos iones y concluyeron que los iones que son movilizados a través del floema no tienen relación la absorción de la raíz, sino que proceden de las hojas que movilizan los nutrientes para ser reutilizados por hojas jóvenes, inmediatamente antes de que comiencen a caer.

Agua, Azúcares: principalmente sacarosa, (rafinosa, estaquinosa), Sustancias nitrogenadas como aminoácidos y amidas, Ácidos orgánicos: pirúvico, oxalacético, cítrico, málico; sustancias inorgánicas: Sulfatos, K, Mg, P, Cl; Hormonas (auxinas, giberelinas, ABA, citocininas); pesticidas, otros reguladores del crecimiento;

Materia seca 100-125 mg/ml

Sacarosa 80-126

Azúcares reductores ausentes

Proteína 1, 45, 2,20

Aminoácidos 5,2

(glutámico, Cetoácidos) 2-3

(málico) Fosfato

Sulfato

Cloruro

Nitrato

Bicarbonato

Potasio

Sodio

Calcio

Magnesio

Amonio

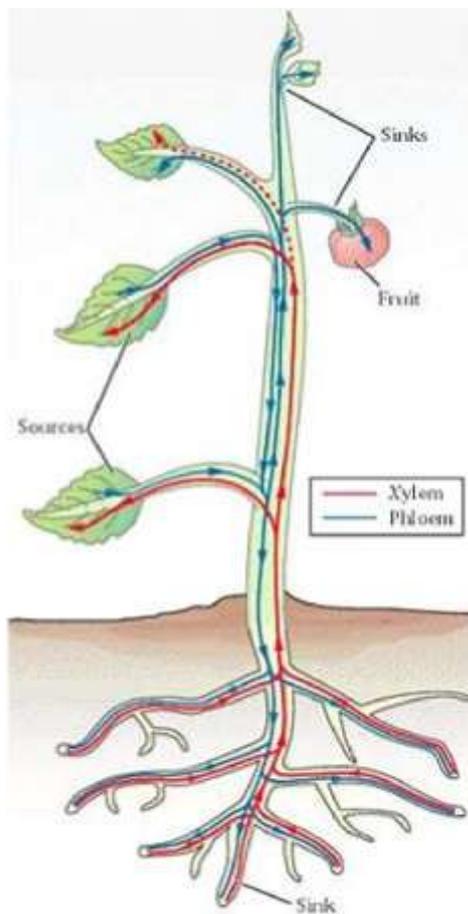
GIBERELINAS

CITOQUININAS ATP

pH 8-8,2

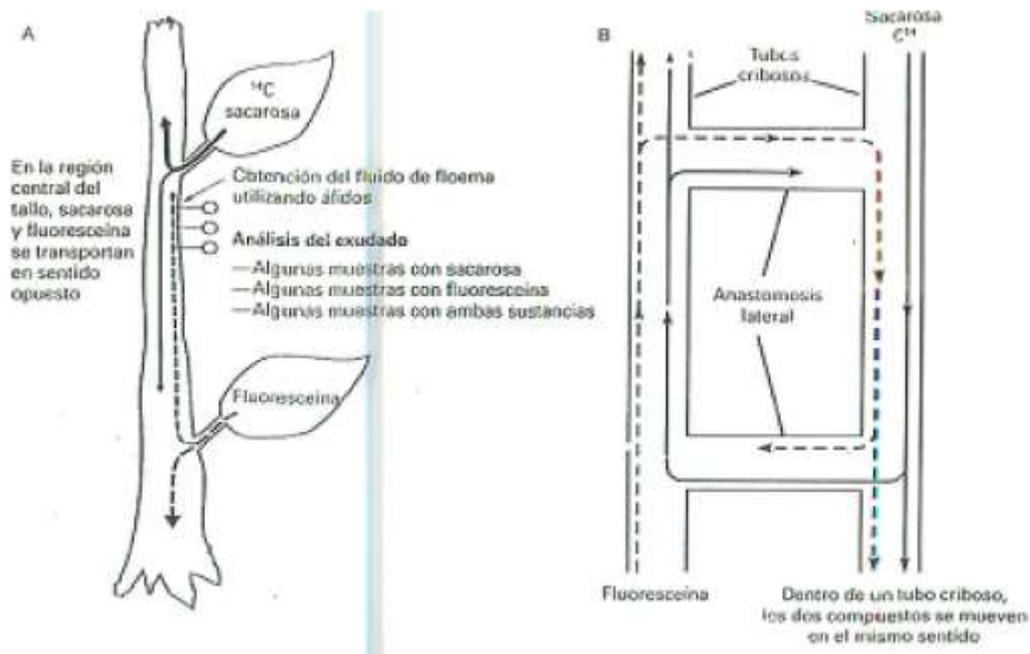
## CARACTERIZACION DEL TRANSPORTE

Las necesidades de una planta son distintas dependiendo de la etapa de vida en la que se encuentre. Preferentemente el floema tiene sentido descendente o basípeto. Se transporta de los órganos productores a los consumidores. Dependiendo de la época del año y de las necesidades existe la posibilidad de realizar transporte ascendente.



**Fig.73.- Transporte por el Floema y xilema.**

Mediante el uso de isótopos en experimentos de pulso y caza se comprobó que el transporte es bidireccional aunque dependiendo de la topófisis (localización del órgano) preferentemente puede existir un transporte ascendente o descendente.



**Figura 74.- A) Dispositivo experimental para demostrar el transporte bidireccional en el floema. B) Explicación para la presencia simultánea de ambas sustancias en el exudado de un elemento criboso, compatible con el transporte unidireccional de todas las sustancias en el mismo.**

Las células cribosas van a ser el canal conductor de fotoasimilados, y desde la perspectiva de diferenciación, existe una autofagia creciente en estas células. En el proceso de diferenciación, las coordenadas celulares marcan la expresión diferencial de genes.

En células o elementos floemáticos inmaduros se necesita que el área quede despejado y que se produzcan conexiones con otros elementos. Esto da lugar a una degeneración progresiva de todos los componentes celulares. Desaparecen vacuolas, se pierden ribosomas y solo queda el núcleo. Todos los orgánulos van a quedar apartados a la región lateral de la célula. Este espesamiento recibe el nombre de placa nacarada. La pared celular permanece íntegra y permanece funcional la membrana.

### **MECANISMO DE TRANSPORTE POR EL FLOEMA**

Dependiendo de la zona del tubo en la que nos encontremos funcionan mecanismos distintos. Hay mecanismos activos y pasivos:

**Pasivos** – Son aquellos en los cuales no se gasta energía al transportar al fotoasimilado al floema.

**Activos**- Requieren gasto energético en la propia translocación.

## **Mecanismos pasivos**

- **Difusión.** La difusión por sí sola no justifica las necesidades en cada área del tubo. Los cambios de potencial osmótico favorecen el trasiego de solutos, ya que existe una demanda de agua en el floema y el agua actúa como elemento de transporte. Tiene que haber otros mecanismos que ayuden a estos.
- **Flujo interfacial** La proteína P, en determinadas especies, puede tener un papel determinado en elementos maduros localizándose a lo largo de los elementos cribosos. Esto unido al flujo de presión y el hecho de que la proteína es contráctil (por lo que provoca trasiego de elementos) justificará una posibilidad de transporte bidireccional.
- **Flujo de presión** En una zona productora los fotoasimilados pasan al torrente floemático provocando una disminución de potencial osmótico y, por lo tanto, también de potencial hídrico, la cual induce una demanda de agua que proviene directamente del xilema o de las células parenquimáticas de los alrededores, por lo que aumenta el potencial de presión en los tubos cribosos de la zona. En la zona consumidora se están consumiendo fotoasimilados y disminuye por tanto el potencial de presión. Esta diferencia de potencial de presión (flujo de presión) entre productor y consumidor provoca el desplazamiento por el floema; lo que provoca definitivamente es un flujo

en masa. El agua que saldría fuera del tubo criboso a nivel de consumidor pasa al xilema y es de nuevo transportada hacia las hojas.

### **Hipótesis del flujo a presión**

- Propuesta originalmente en 1927 por el fisiólogo vegetal alemán **Ernst Münch**, y modificada desde entonces, la hipótesis de flujo de presión es claramente la más sencilla y, hoy en día, la explicación más extendida y aceptada del transporte de asimilables a grandes distancias a través de los tubos cribosos. Es la explicación más sencilla porque sólo depende de la ósmosis como fuerza que impulsa el transporte de asimilables.
- Dicho en pocas palabras, la *hipótesis de flujo de presión* afirma que los asimilables son transportados de fuente a sumidero a lo largo de un *gradiente de presión de turgencia desarrollado osmóticamente*.
  - El principio fundamental de esta hipótesis se puede ilustrar con un sencillo modelo físico que consiste en ampollas, o células osmóticas, permeables sólo al agua y conectadas por tubos de vidrio (**Figura 75**) Inicialmente, la primera ampolla (A) contiene una solución de azúcar más concentrada que la de la segunda ampolla (B). Cuando estas ampollas interconectadas se meten en

el agua, ésta entrará en la primera ampolla por ósmosis, incrementando así su presión de turgencia. Esta presión se transmitirá a través del tubo a la segunda ampolla, haciendo que la solución de azúcar se mueva en volumen, o en masa, hacia la segunda ampolla, haciendo salir el agua de ésta. Si la segunda ampolla está conectada con una tercera que contiene una concentración de sacarosa menor que la de la segunda, la solución fluirá de la segunda a la tercera por el mismo proceso, y así indefinidamente siguiendo el gradiente de presión turgente.

- ✓ Nótese que la hipótesis de flujo de presión asigna a los tubos cribosos un papel *pasivo* en el movimiento de la solución de azúcar a través de ellos. El transporte activo está también implicado en el mecanismo de flujo de presión; no obstante, no está directamente relacionado con el transporte a grandes distancias a través de los tubos cribosos, sino más bien con la carga y posible descarga de azúcares y otras sustancias dentro y fuera de los tubos cribosos en las fuentes y sumideros (**Figura 74**) Una evidencia considerable indica que la fuerza que impulsa la acumulación de sacarosa (carga del floema) en la fuente es suministrada por una bomba de protones activada por ATP y mediada por ATPasa en la membrana citoplasmática, que implica un sistema de cotransporte sacarosa-protón ("simporte"). La energía metabólica necesaria para la carga y descarga es consumida por las células acompañantes o las células del parénquima que bordean los tubos cribosos, más que por los tubos cribosos. Hasta hace poco se asumía que la carga se daba a través de la membrana citoplasmática de la célula acompañante que luego transfería el azúcar a su tubo criboso asociado vía las múltiples conexiones plasmodésmicas de su pared común. Ahora parece, no obstante, que algunos tubos cribosos son capaces de cargarse ellos mismos, siendo el sitio de transporte activo sus membranas citoplasmáticas. Cualquiera que sea el caso, el tubo criboso maduro depende de su célula acompañante o de las células del parénquima vecinas para la mayoría de sus necesidades energéticas.
- ✓ La carga del floema es un proceso selectivo. Como se mencionó previamente, la sacarosa es con mucho el azúcar más comúnmente transportado; además, todos los azúcares que se encuentran en la savia de los tubos cribosos son azúcares no reductores. Ciertos aminoácidos e iones son también cargados selectivamente al floema.

Mecanismo del flujo por presión que se cree actúa en la planta. Los círculos grises representan moléculas de glúcidos y los negros moléculas de agua. Los azúcares fotosintetizados son cargados activamente en el tubo criboso a partir de la fuente (célula de una hoja). Con la mayor concentración de azúcar, el potencial hídrico decrece y el agua del xilema entra en el tubo criboso por

ósmosis. El azúcar es extraído (descargado) en el sumidero, y la concentración de azúcar disminuye; el resultado de esto es que el potencial hídrico aumenta, y el agua abandona el tubo criboso. Con el movimiento del agua hacia dentro del tubo criboso en la fuente y hacia fuera de él en el sumidero, las moléculas de azúcar son transportadas pasivamente a lo largo del gradiente de concentración y el gradiente de presión hidrostática entre la fuente y el sumidero. A, flujo de la solución de azúcar entre la fuente y el sumidero; B, flujo de agua en la corriente de transpiración; C, flujo de agua entre el xilema y el floema en la zona fuente; y D, flujo de agua entre el floema y el xilema en la zona sumidero.

### **FLUJO POR PRESIÓN O FLUJO MASAL (MODELO DE MUNCH)**

Flujo por presión explica el desplazamiento de la savia elaborada debido a la existencia de un gradiente de presión entre la fuente y el sumidero. La fuente es una zona de elevada presión hidrostática debido a la alta concentración de azúcares, mientras que el sumidero es una zona de baja presión hidrostática debido a que su concentración de azúcares es menor.

#### **Mecanismo de transporte en el floema. Hipótesis de Münch.**

A lo largo de los años se han propuesto diferentes mecanismos para explicar el transporte de productos asimilables en los tubos cribosos del floema. Probablemente el primero fue el de **difusión**, seguido del de **corriente citoplasmática**. La difusión y la corriente citoplasmática normales, del tipo que se encuentra en las células de las plantas superiores, fueron en gran parte abandonados como posibles mecanismos de translocación cuando se supo que las velocidades del transporte de asimilables (típicamente 50 a 100 centímetros por hora) eran demasiado altas para que cualquiera de estos fenómenos justificara el transporte a grandes distancias vía los tubos cribosos.

Se han propuesto hipótesis alternativas para explicar el mecanismo de transporte en el floema, pero sólo una, la **hipótesis de flujo de presión**, justifica satisfactoria y prácticamente todos los datos obtenidos en estudios experimentales y estructurales del floema. Todas las otras hipótesis tienen serias deficiencias.

En la planta, la sacarosa producida por la fotosíntesis en una hoja es secretada activamente a los tubos cribosos menores. Este proceso activo, llamado **Carga De Floema**, disminuye el potencial hídrico en el tubo criboso y hace que el agua que está entrando a la hoja por la corriente de transpiración penetre en el tubo criboso por ósmosis. Con el movimiento de agua al tubo criboso de esta fuente, la sacarosa es transportada pasivamente por el agua a un sumidero, como una raíz de almacenamiento donde la sacarosa es extraída (descargada) del tubo criboso (Descarga Floemática). La extracción de sacarosa provoca un aumento del potencial hídrico en el tubo criboso del sumidero y el movimiento subsiguiente del agua fuera de él en ese lugar. La sacarosa puede ser utilizada o almacenada en el sumidero, pero la mayor parte del agua regresa al xilema y recircula en la corriente de transpiración.

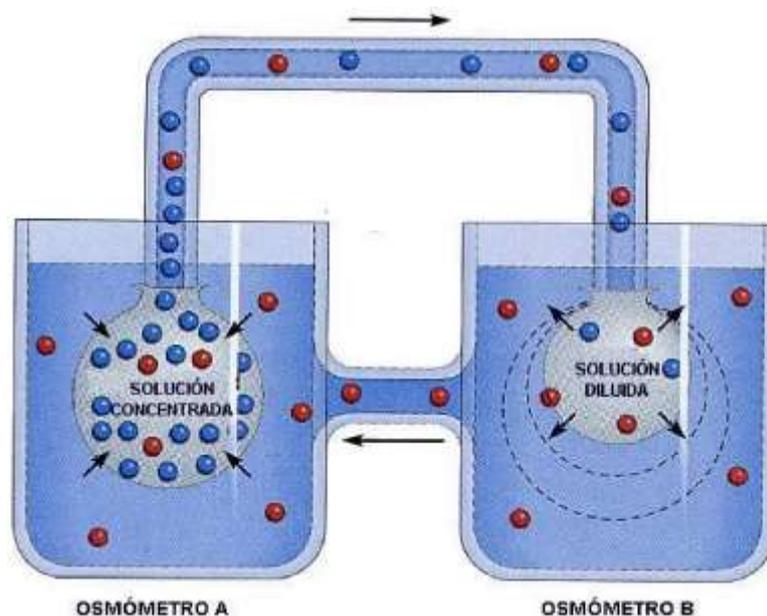


Figura 75.- El modelo de Münch del mecanismo básico del flujo a presión. A y B son células osmóticas. A, contiene una concentración más alta de sacarosa que B. Ambos osmómetros se encuentran sumergidos en cubetas con agua y conectados por un tubo de vidrio. El agua entra en A por ósmosis, incrementando así la presión de turgencia y empujando la solución de azúcar hacia el osmómetro B.

### Mecanismos activos

**Teoría electroosmótica:** Esta teoría da un papel a la proteína P que taponan los poros. La carga de esa proteína P es negativa y en el entorno existe una presencia significativa de  $K^+$ . Existe un trasiego entre elementos cribosos y células acompañantes. La entrada de cationes facilita la apertura física de los espacios ocupados con proteína P permitiendo el trasiego de esos cationes.

- **Transporte bidireccional:** En los tubos no solo encontramos proteína P, sino que también aparecen otras proteínas más largas y de naturaleza contráctil que pueden favorecer el establecimiento de distintos compartimentos dentro del mismo elemento floemático. Esto podría facilitar el transporte bidireccional a través de un mismo elemento floemático.

**CORRIENTES CITOPASMÁTICA:** Movimiento del citoplasma dentro de las células. Funciona como un sistema de transporte interno para mover sustancias esenciales a través de la célula y en los organismos unicelulares, como la AMEBA, es responsable del movimiento de la célula entera (movimiento celular).

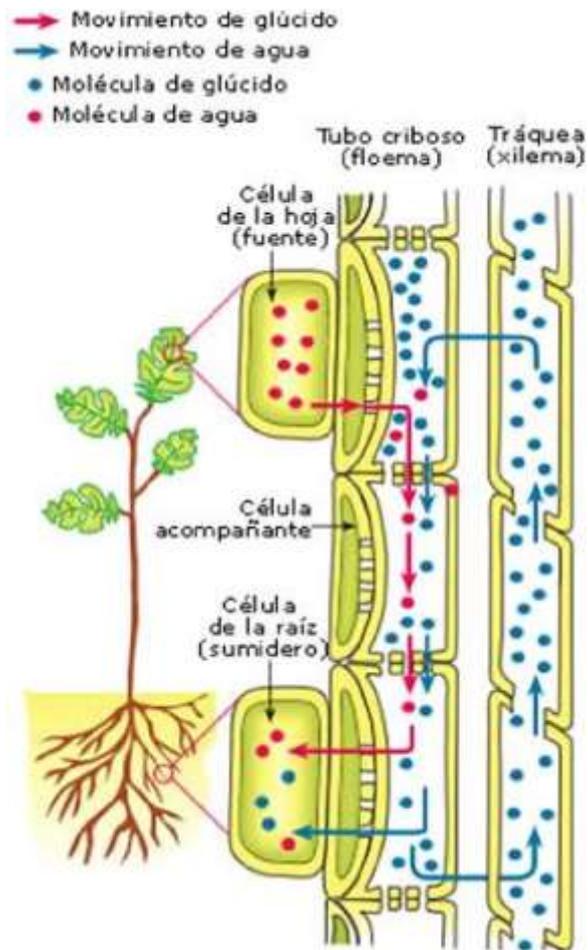


Figura 76.- Mecanismo de flujo de presión generado osmóticamente.

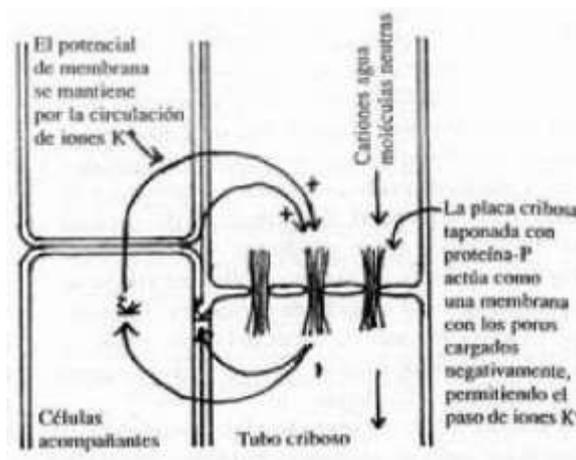


Figura 77.- Esquema del funcionamiento de la hipótesis electro osmótica.

## MECANISMOS DE CARGA Y DESCARGA DEL FLOEMA

Se realizan en órganos productores, que van a ser preferentemente las láminas foliares. Los fotoasimilados se generan en las células fotosintéticas y tienen que ser incorporados a la corriente floemática. Las células que constituyen el floema se ramifican de tal manera que las células parenquimáticas no se van a encontrar separadas más de 2 o 4 células del floema. Próximo al floema existen células diferentes a las parenquimáticas que se conocen como *células intermediarias* o *células de transferencia*.

La transferencia de las células del mesófilo al floema está asegurada por las pequeñas distancias.

Las *células de transferencia* presentan una maquinaria bioquímica diferente a la del resto, y presenta mayor cantidad de plasmodesmos. La presencia de plasmodesmos se suele dar mayoritariamente en las proximidades del floema, aunque también hay plasmodesmos en contacto con las células del mesófilo.

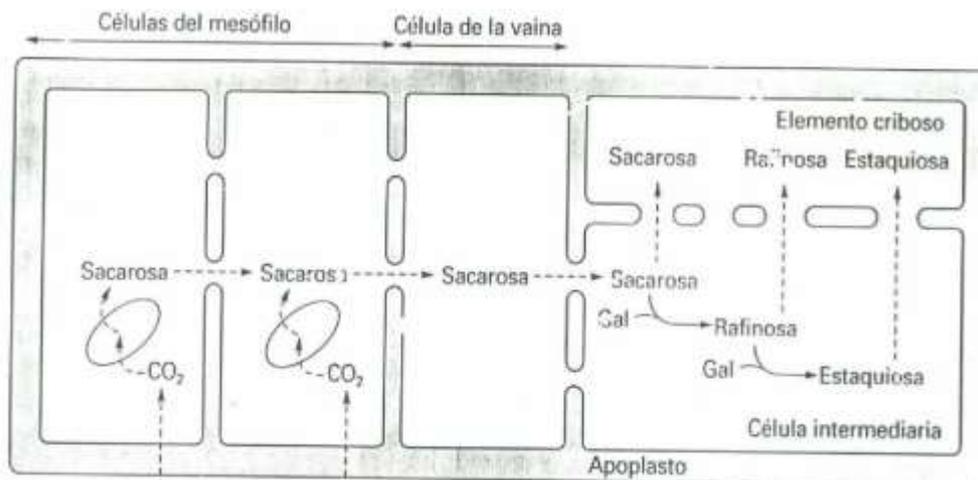
El mecanismo de carga del floema se produce mediante la acumulación de sacarosa y azúcares a través de las células Intermediarias. La carga incluye el trasiego de fotoasimilados y la inclusión de estos fotoasimilados a lo largo de los elementos cribosos del floema.

Para que el proceso se realice en forma adecuada, en las células intermediarias se va a poder acumular sacarosa contragradiante (cotransporte sacarosa/H<sup>+</sup> mediante potencial electroquímico, ATPasa) provocando cambios de potencial osmótico, insuflar los fotoasimilados al transporte.

El trasiego de sacarosa en la hoja hasta los elementos del floema se realiza mediante 2 vías:

- Vía apoplástica -
- Vía simplástica

En la **vía simplástica**, la sacarosa se mueve a través de las células del mesófilo, y dependiendo de las necesidades de la planta se puede cargar directamente al floema o bien a las células intermediarias para administrarla o almacenarla. (Sería contragradiante). Un mecanismo alternativo es la posibilidad de generar azúcares más complejos (estáticos, rafinosos). Estas moléculas son más grandes que el tamaño del plasmodesmo y no pueden atravesarlo, con lo que las células los almacenan en su interior. Así se controla el trasiego de la vía simplástica.



**Figura 78.- Carga simplástica del floema**

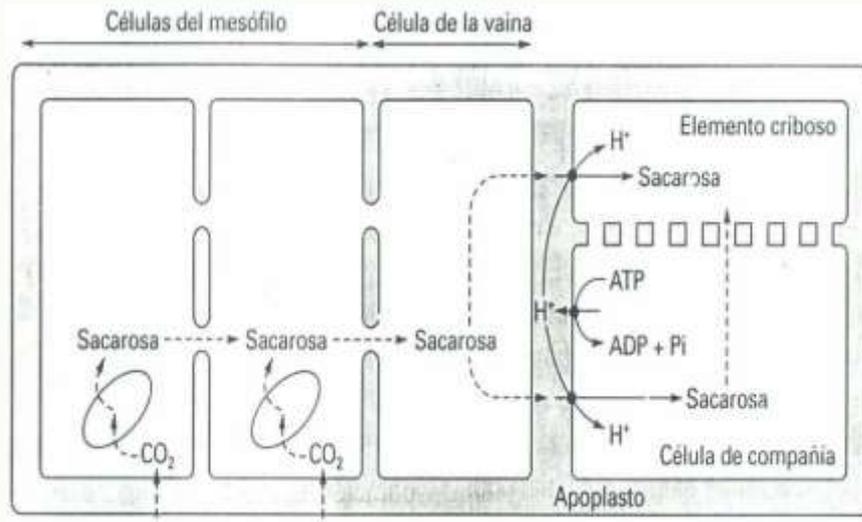
En la **vía apoplásto** habría un trasiego de la sacarosa y otros compuestos hasta la célula intermediaria.

A partir de aquí hay un mecanismo para transferir la sacarosa al floema. El proceso se ve apoyado por  $H^+$ /ATPasa. La utilización de anticuerpos

monoclonales permite encontrar  $H^+$ /ATPasa en esas células. Ocurre un proceso de polarización de membranas y a partir de aquí va a poder generar un antiporte sacarosa-protones. Debido a ello el pH del floema es básico, ya

que hay una salida de protones y entrada de sacarosa. La participación de  $K^+$  también interviene en el establecimiento de cargas. Así consiguen entrar los fotoasimilados al floema.

El modelo de carga simplástica del floema podría ser el mecanismo original de transporte, mientras que la carga apoplástica sería un proceso evolutivo posterior, posiblemente para permitir un crecimiento más efectivo en áreas con bajas temperaturas, debido a la sensibilidad que presentan los plasmodesmos a las mismas.



**Figura 79.- Carga apoplástica del floema**

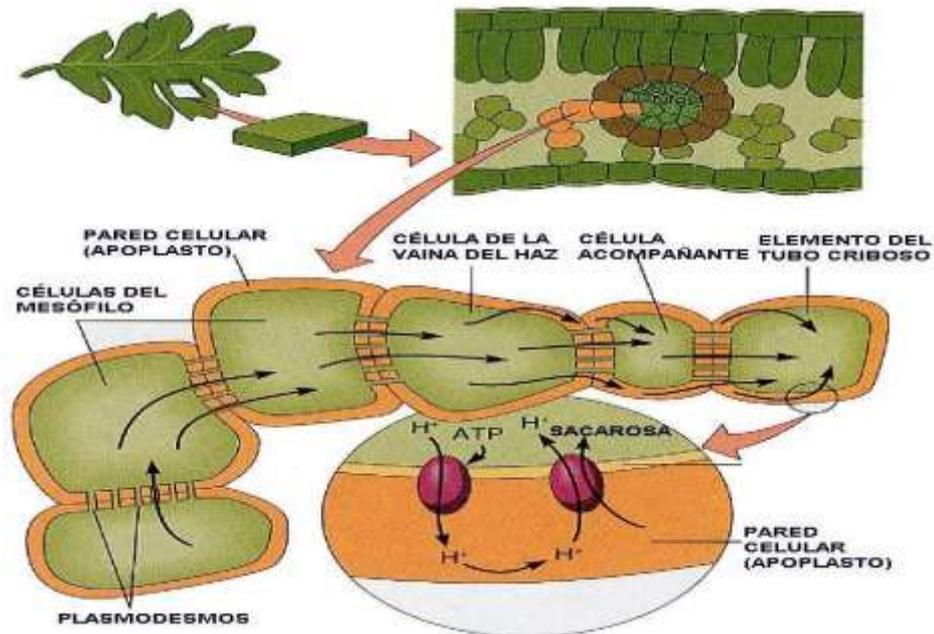
Por lo que respecta a la **descarga del floema**, este proceso ha sido mucho menos estudiado, aunque se ha sugerido que el paso limitante puede ser la actividad de una invertasa ácida localizada en el apoplasto, que actuaría como una válvula de reflujo para evitar una recarga del floema con sacarosa. Subsecuentemente habría un cotransporte de las hexosas resultantes/  $H^+$  hacia el citoplasma de las células del órgano consumidor. Tampoco puede destacarse la existencia de un mecanismo de cotransporte sacarosa/ $H^+$ . La acumulación de sacarosa en la vacuola parece tener lugar por un mecanismo antiport sacarosa/  $H^+$ . La energía para este proceso sería suministrada por una ATPasa localizada en el tonoplasto que translocaría protones hacia el interior de la vacuola. Una última posibilidad es que la sacarosa pase directamente desde el elemento criboso a las células del parénquima vascular del órgano consumidor a través de los plasmodesmos.

### Carga floemática.

#### Etapas:

- Las triosas fosfatos formadas por fotosíntesis se transportan desde el cloroplasto al citoplasma donde se convierten en sacarosa.
- La sacarosa se mueve desde las células del mesófilo hasta la vecindad de los elementos cribosos presentes en los pequeños vasos conductores de las hojas.
  - Este transporte se realiza a través de dos o tres células en lo que se llama **transporte a corta distancia**.
- En la tercera etapa, denominada **carga floemática**, la sacarosa se incorpora en los elementos cribosos (**Figura 79**)

Modelo del proceso de carga floemática. De acuerdo con este modelo, los  $H^+$  son primero bombeados hacia el exterior de los tubos cribosos, usando para ello la energía del ATP. A continuación, se incorpora la sacarosa en su interior por cotransporte simporte.



**Figura 80.- Detalle de una carga floemática en una hoja.**

- Dentro de los elementos cribosos, los fotoasimilados se exportan hacia las zonas sumideros: **transporte a larga distancia.**
- La carga floemática de los fotoasimilados requiere **energía metabólica.**
  - ✓ En las células de los órganos fuente los fotoasimilados se encuentran en menor concentración que la encontrada en los elementos cribosos relacionados con ellas.
    - ✓ En la remolacha azucarera: la presión osmótica de las células del mesófilo es de unos 1.3 MPa, mientras que la medida en los elementos cribosos es de 3.0 MPa.
    - ✓ Esta diferencia se debe fundamentalmente a la acumulación de sacarosa en los elementos cribosos.
  - ✓ La acumulación en contra de gradiente se realiza con gasto de energía metabólica: por **transporte activo.**
  - ✓ La vía de transporte desde las células del mesófilo hasta los elementos cribosos es parcialmente apoplástica (**Figura 80**).
    - ✓ El camino simplástico a través de los plasmodesmos también ocurre pero en menor proporción.

- ✓ La sacarosa, en su mayor parte, pasa al apoplasto en el mesófilo o más tarde, salida que es favorecida por la **concentración de  $K^+$**  en el apoplasto.
- ✓ Desde allí se incorpora al simplasto en la célula acompañante o en el elemento criboso por **cotransporte activo**, facilitado por una **ATPasa** de membrana que expulsa  $H^+$  y provoca la entrada de  $K^+$  al simplasto.
- ✓ Otras sustancias que se encuentran en menor concentración, como las hormonas, se cargan pasivamente.

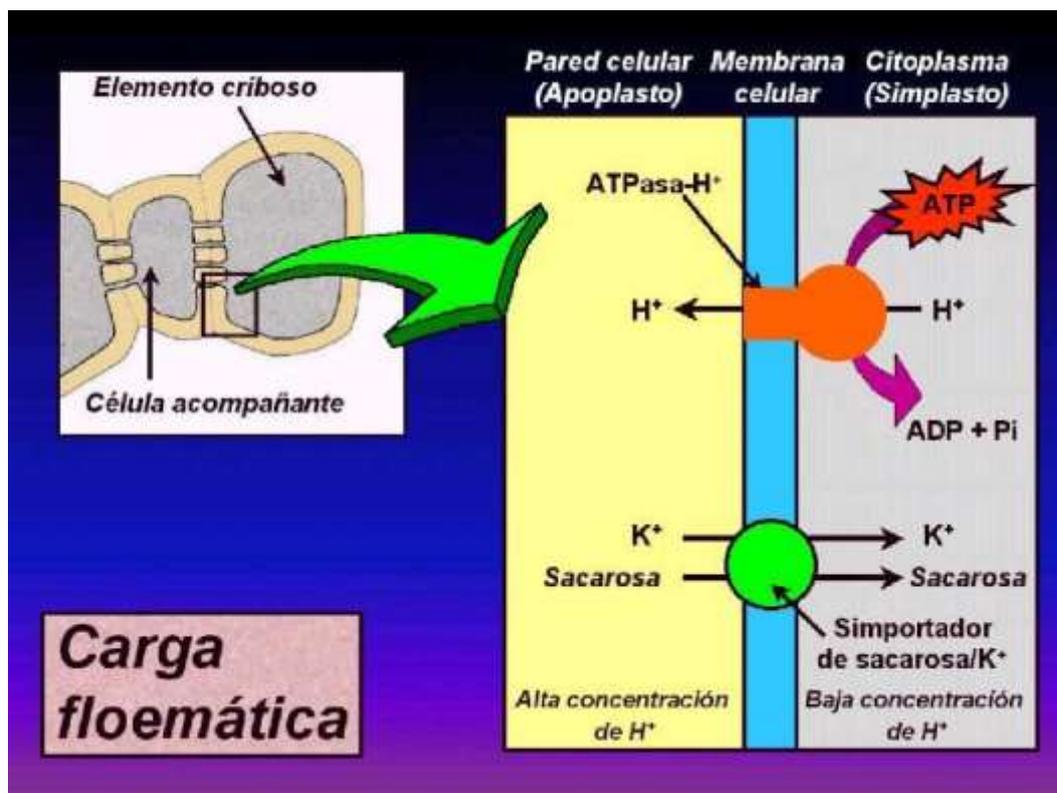
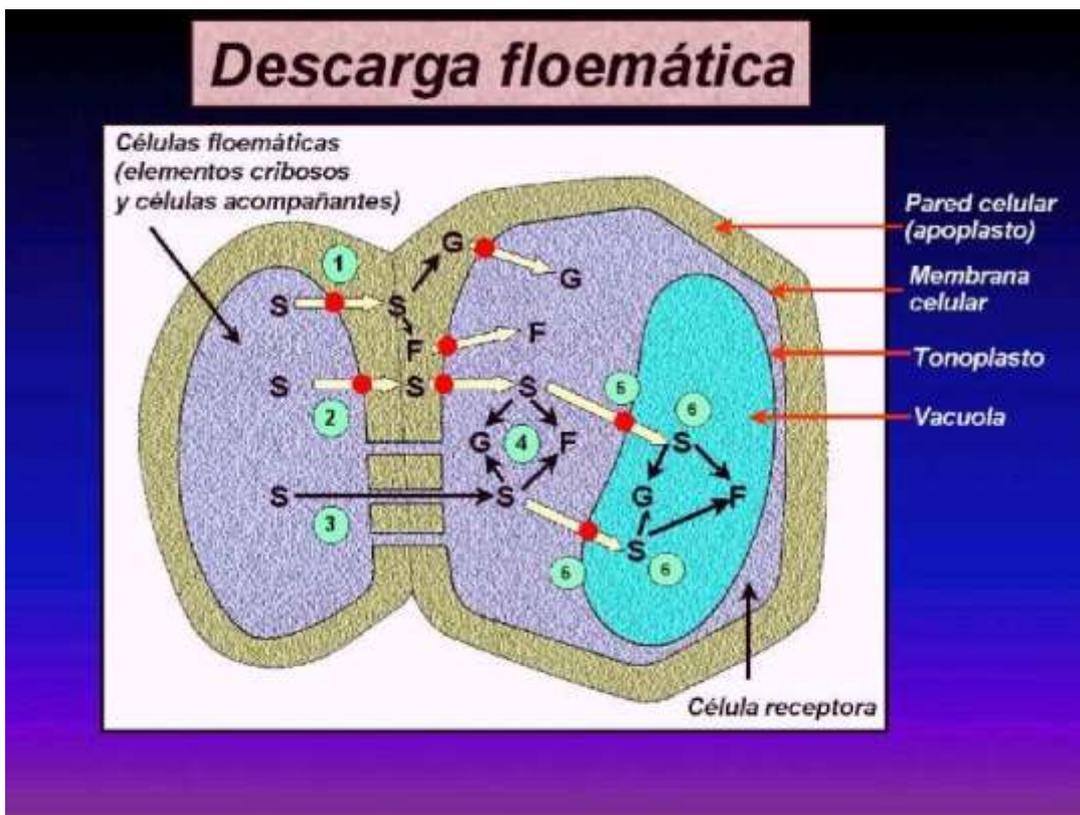


Figura 81.- Esquema del proceso de carga floemática que se produce en los tubos cribosos. Esta carga es por transporte activo ya que se consumen ATP para extraer  $H^+$  del tubo criboso y crear así un gradiente electroquímico que permite la entrada de la sacarosa por cotransporte.

## 2.- La descarga floemática.

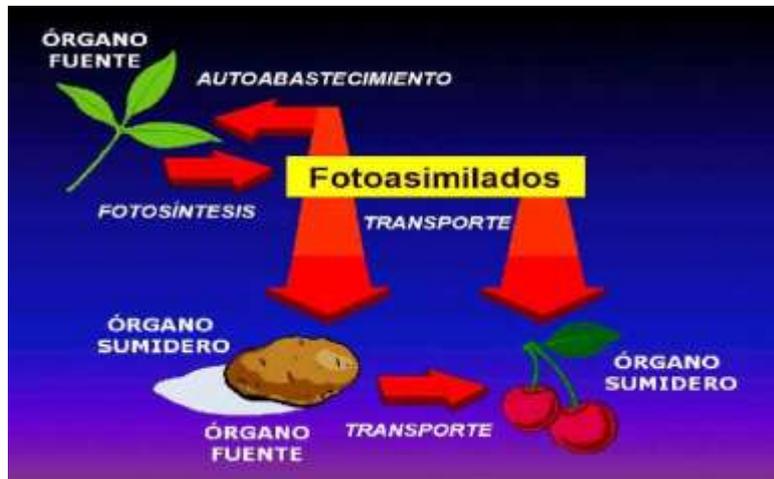
- Se lleva a cabo en los órganos sumidero o consumidores.
- El camino desde el elemento criboso hasta la célula donde el soluto se metabolizará puede ser simplástico o apoplástico; en ambos casos, la descarga dependerá de la actividad metabólica (**Figura 82**).
  - ✓ Si los *sumideros* son de *almacenamiento*, la vía preferida es la *apoplástica* y requiere *consumo de energía* en forma de ATP.
  - ✓ En *sumideros en crecimiento*, la descarga es por vía *simplástica*, por *difusión pasiva* ya que la concentración del soluto es mayor en los elementos cribosos que en las células en crecimiento donde se consumen.



**Figura 82.-** Proceso de descarga floemática. Si el órgano donde se descarga la sacarosa es un sumidero en crecimiento este proceso se lleva a cabo por transporte pasivo. Si es un órgano de almacenamiento entonces el proceso de descarga es por transporte activo.

### B.- Fuentes y sumideros.

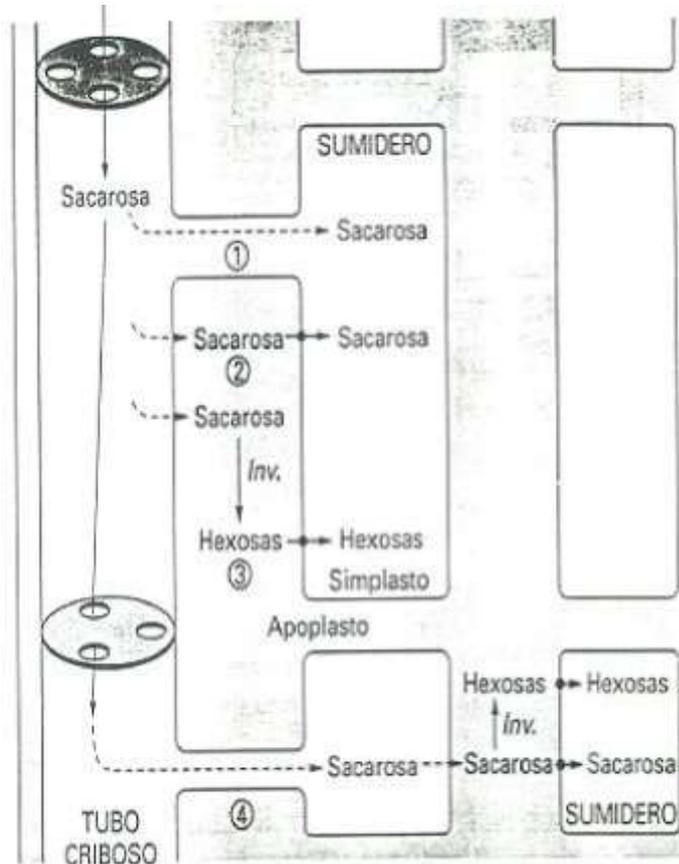
Del movimiento de los asimilables se dice que sigue un modelo de **fuelle a sumidero**. Las principales fuentes de solutos asimilables son las hojas fotosintetizantes, pero los tejidos de almacenamiento pueden servir también como importantes fuentes. Todas las partes de las plantas incapaces de satisfacer sus propias necesidades nutricionales pueden actuar como sumideros, esto es, pueden importar productos asimilables. Así, los tejidos de almacenamiento actúan como sumideros cuando están importando productos asimilables y como fuentes cuando los exportan (**Figuras 83 y 84**).



**Figura 83.-** Diferenciación entre fuentes y sumideros en una planta. Según su función o su estado de desarrollo una parte u órgano de una planta será fuente o sumidero de fotoasimilados.

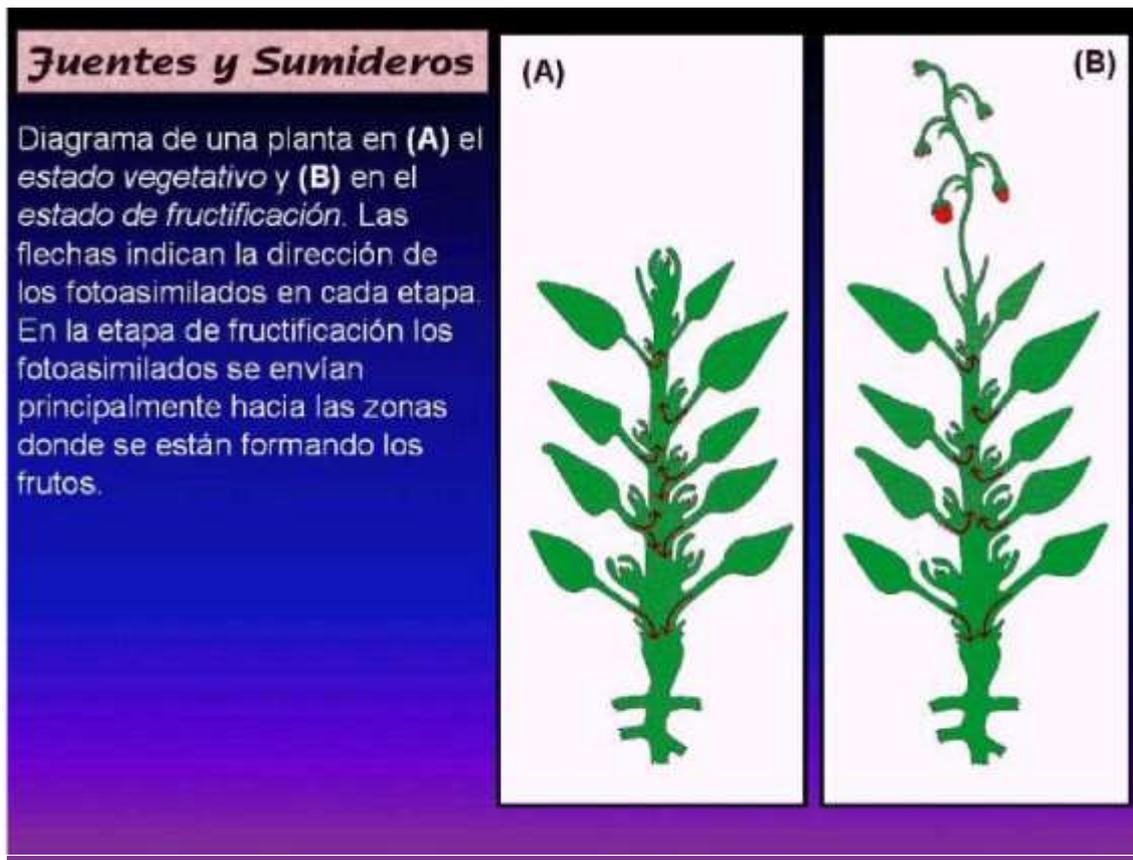


**Figura 84.-** Esquema donde se muestra la diferencia de función entre los órganos fuente y los sumidero. También se indican los principales órganos de la planta que actúan como fuente o como sumidero.



**Figura 85.- Descarga en los sumideros. Tipos de descarga: 1: descarga simplástica, 2: descarga apoplástica, 3: descarga apoplástica con hidrólisis por invertasa (*inv.*). 4: descarga simplástica seguida por liberación al apoplasto.**

Las relaciones fuente-sumidero pueden ser relativamente simples y directas, como en las plántulas jóvenes, donde los cotiledones que contienen alimento de reserva representan a menudo la fuente principal, y las raíces en crecimiento representan el sumidero principal. En las plantas viejas, la mayoría de las hojas maduras superiores recién formadas exportan comúnmente productos asimilables principalmente hacia el ápice del vástago; las hojas de más abajo los exportan principalmente a las raíces; y las del medio exportan en ambas direcciones (**Figura 83, 84, 85**). Este modelo de distribución de los productos asimilables se ve marcadamente alterado durante el cambio de crecimiento vegetativo a reproductivo. Los frutos en desarrollo son sumideros competentes que monopolizan los productos de las hojas más próximas y, frecuentemente, los de las más alejadas también, causando a menudo un declive o cese virtual del crecimiento vegetativo (**Figura 86**).



**Figura 86.-** Diagramas de una planta en (a) estado vegetativo y (b) estado fructífero. Las flechas indican la dirección del transporte de fotoasimilados en cada estado.

### C.- Evidencias del transporte de azúcar en el floema.

Las primeras evidencias que apoyan el papel del floema en el transporte de productos asimilables vino de las observaciones de árboles a los que se les había quitado un anillo completo de corteza. La corteza de los tallos más viejos está compuesta principalmente de floema y no contiene xilema. Cuando a un árbol que está fotosintetizando se le quita una tira de corteza o se le hace una incisión circular alrededor de él, la corteza por encima de la manipulación se hincha, indicando la acumulación de productos que se mueven hacia abajo por el floema desde las hojas fotosintetizadoras (**Figura 87**)

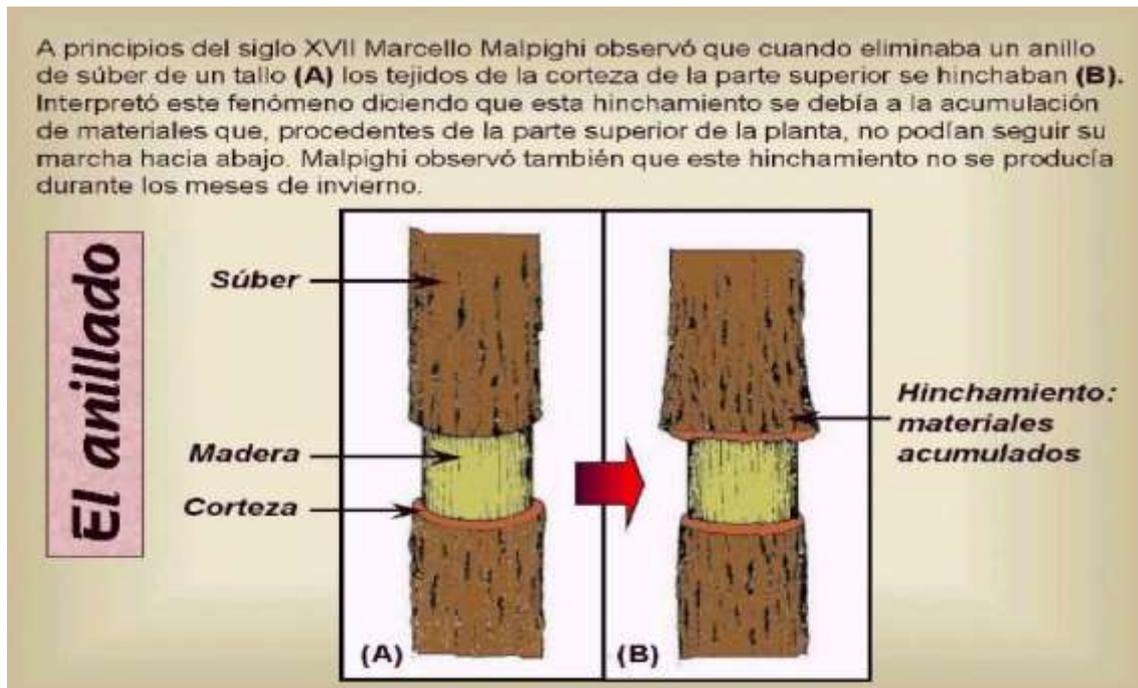
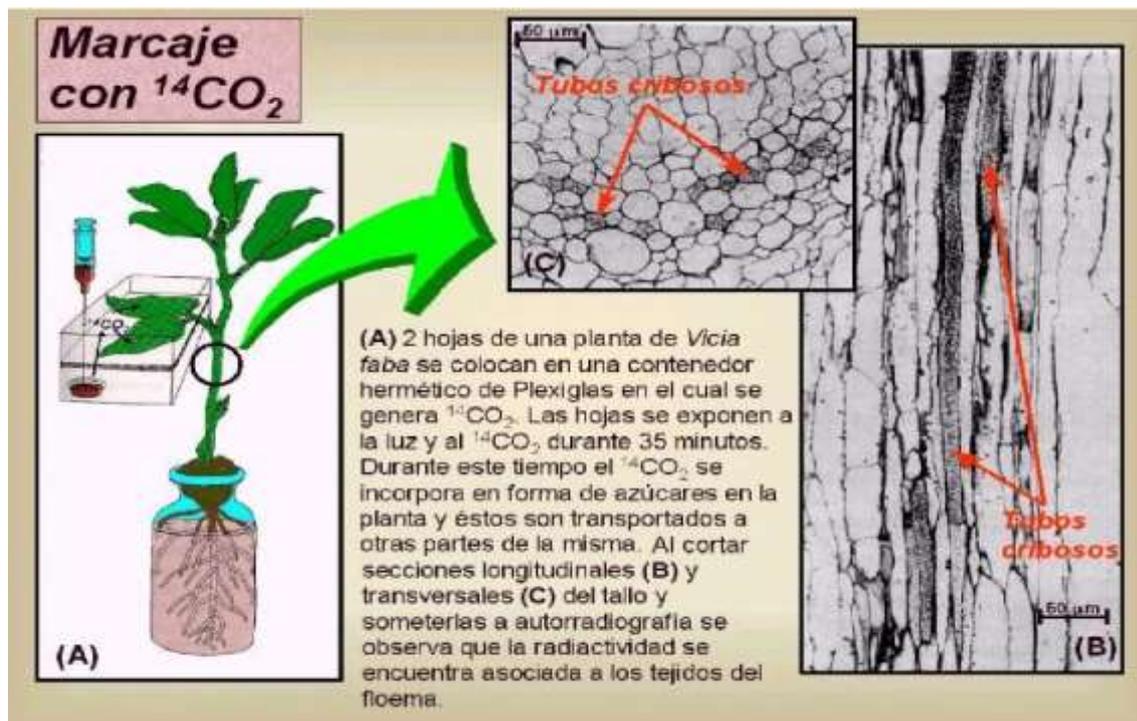


Figura 87.- Cuando de un tallo se extrae un trozo de corteza en forma de anillo (a), los tejidos por encima del corte se abultaban (b). Este fenómeno se debe a un crecimiento nuevo de la madera y tejidos de la corteza estimulado por una acumulación de alimento que se desplaza hacia abajo desde las hojas y que queda interceptado en el anillo. Este fenómeno no se produce durante los meses de invierno.

Una evidencia mucho más convincente del papel del floema en el transporte de asimilables se obtuvo con marcadores radiactivos. Antes de que dichos marcadores fueran disponibles, era necesario efectuar un corte en la planta intacta para la introducción de colorantes y otras sustancias para intentar estudiar ciertos fenómenos de transporte. No obstante, cuando las altas presiones de turgencia (hidrostáticas) de los tubos cribosos son liberadas al tiempo que éstos son cortados, sus contenidos se agolpan hacia la superficie cortada, alterando considerablemente el sistema. Este fenómeno es el responsable de la formación de tapones mucilaginosos (proteína P) en los elementos cribosos dañados. Con la utilización de marcadores radiactivos, es posible experimentar ahora con plantas enteras y obtener así una comprensión bastante clara de los fenómenos normales de transporte.

Los resultados de experimentos con asimilables radiactivos (como sacarosa marcada con  $^{14}\text{C}$  confirmaron el movimiento de dichas sustancias en el floema. Más recientemente, dichos estudios han demostrado concluyentemente que los azúcares son transportados en los tubos cribosos del floema (**Figura 88**).

Experiencia que demuestra la existencia de los fotoasimilados recién sintetizados por una hoja en los tubos cribosos del floema. Para la misma se empleó  $\text{CO}_2$  radiactivo.



**Figura 88.- Mecanismo del flujo por presión que se cree actúa en la planta.**

Los círculos grises representan moléculas de glúcidos y los negros moléculas de agua. Los azúcares fotosintetizados son cargados activamente en el tubo criboso a partir de la fuente (célula de una hoja). Con la mayor concentración de azúcar, el potencial hídrico decrece y el agua del xilema entra en el tubo criboso por ósmosis. El azúcar es extraído (descargado) en el sumidero, y la concentración de azúcar disminuye; el resultado de esto es que el potencial hídrico aumenta, y el agua abandona el tubo criboso. Con el movimiento del agua hacia dentro del tubo criboso en la fuente y hacia fuera de él en el sumidero, las moléculas de azúcar son transportadas pasivamente a lo largo del gradiente de concentración y el gradiente de presión hidrostática entre la fuente y el sumidero. A, flujo de la solución de azúcar entre la fuente y el sumidero; B, flujo de agua en la corriente de transpiración; C, flujo de agua entre el xilema y el floema en la zona fuente; y D, flujo de agua entre el floema y el xilema en la zona sumidero.

#### **D.- Los áfidos (pulgones) en la investigación del floema.**

Mucha información interesante del movimiento de sustancias en el floema proviene de estudios realizados con áfidos: pequeños insectos que chupan los jugos de las plantas. La

mayoría de las especies de áfidos se alimentan del floema. Cuando estos áfidos insertan sus piezas bucales modificadas, o estiletes, dentro del tallo u hoja, los extienden hasta que sus puntas perforan un tubo criboso de conducción. La presión de turgencia de los tubos cribosos fuerza entonces la

savia del tubo criboso a pasar a través del aparato digestivo del áfido y a salir al exterior por su extremo posterior en forma de gotitas azucaradas (**Figura 89**). Si los áfidos que se alimentan son anestesiados y separados de sus estiletes, suele continuar la exudación durante muchas horas. La exudación de los tubos cribosos se puede recolectar de los extremos cortados de los estiletes con una micropipeta. Los análisis de exudaciones obtenidas de esta manera revelan que la savia de los tubos cribosos contiene de un 10 a un 25 por ciento de materia seca que en la mayoría de las plantas el 90 % de ella es azúcar, principalmente sacarosa. Bajas concentraciones (menos del 1 por ciento) de aminoácidos y otras sustancias nitrogenadas están también presentes. Dibujo de un áfido alimentándose sobre un tallo. El áfido introduce su estilete (pieza bucal modificada) hasta los tubos cribosos del floema. La presión a la que se encuentra la corriente de asimilación hace que parte del fluido floemático se introduzca a través del estilete hasta el tubo digestivo del áfido, llegando incluso a salir por el extremo distal del mismo. En el dibujo puede verse emergiendo una gotita de líquido azucarado. Tomando muestras de estas gotitas se puede analizar la composición del líquido floemático.



**Figura 89.- Los datos obtenidos de estudios que utilizan áfidos y marcadores, radiactivos indican que.**

En el floema las velocidades del movimiento longitudinal de los productos son particularmente rápidas. Por ejemplo, en una serie de experimentos que utilizaron estiletes de áfido cortados, se estimó que la savia de los tubos cribosos se estaba moviendo a una velocidad de más o menos 100 centímetros por hora en las zonas de la punta de los estiletes.

**Tabla 8.- Ejemplos de velocidades medidas en el floema en distintas especies vegetales.**

Velocidades de Translocación	
Organismo	Velocidad (cm/hr)
Tallo de <i>Picea</i>	13.2
Tallo de <i>Pinus</i>	48
Tallo de <i>Fraxinus</i>	48
Tallo de <i>Ipomoea</i>	72
Tallo de <i>Ulmus</i>	120
Hoja de <i>Triticum</i>	168
Tallo de <i>Heracleum</i>	210
Tallo de <i>Helianthus</i>	240
Hoja de <i>Zea</i>	660

#### **E.- Naturaleza de las sustancias transportadas por el floema.**

Si se quiere analizar la solución de sustancias asimiladas transportadas en el floema, se requiere savia elaborada (o descendente). Esta se puede obtener raspando la corteza de un árbol. Particularmente pura se puede conseguir mediante el método del pulgón (Áfido) que acabamos de comentar en el párrafo anterior.

La savia elaborada es una solución muy concentrada con un contenido de materia seca de 50 a 300 g/l. El 90 por 100 de la materia seca de la savia elaborada corresponde a azúcares, particularmente sacarosa. En otras plantas también se encuentran otros oligosacáridos, por ejemplo, rafinosa y estaquiosa, así como alditos. Los monosacáridos (por ejemplo glucosa, fructosa) no se transportan. En cambio, la savia elaborada contiene también aminoácidos, amidas, nucleótidos, ácidos orgánicos e iones inorgánicos (aunque no  $\text{Ca}^{2+}$ ). Estas sustancias, no obstante, aparecen en concentraciones mucho más pequeñas, comparadas con las de azúcares (Tabla 9). Los pulgones y otros parásitos requieren los azúcares y otros compuestos acompañantes, como compuestos nitrogenados, en cantidades equilibradas. Es por eso cuando toman la alimentación descrita el exceso de azúcar lo exudan en forma de “melaza”.

**Tabla 9.- Ejemplo de la composición del fluido floemático del ricino (*Ricinus communis*).**

<b>Concentración de los principales componentes del contenido floemático del ricino (<i>Ricinus comunis</i>)</b>	
<b>Componente</b>	<b>Concentración (mg/ml)</b>
<b>Materia Seca Total</b>	<b>100-125</b>
<b>Sacarosa</b>	<b>80-106</b>
<b>Aminoácidos</b>	<b>5.2</b>
<b>Ácidos orgánicos</b>	<b>2.0-3.2</b>
<b>Proteínas</b>	<b>1.4-2.2</b>
<b>Potasio</b>	<b>2.3-4.4</b>
<b>Cloruro</b>	<b>0.35-0.67</b>
<b>Fosfatos</b>	<b>0.35-0.55</b>
<b>Magnesio</b>	<b>0.10-0.12</b>

Los tubos cribosos contienen una proteína especial, la proteína P. Esta tiende a acumularse en la cercanía de las placas cribosas y no se transporta. Se supone que tapa los tubos cribosos en caso de ocurrir una lesión, impidiendo el derrame de la savia elaborada que está bajo presión.

#### **BIBLIOGRAFIA CONSULTADA**

- AZCON J. y M. TALON. 1993. Fisiología y bioquímica vegetal, interamericana - MacGrawillill. Madrid. 581 p.
- BIDWELL, R.G.S. 1983. Fisiología vegetal. AGT Editor. México, D. F. p63.
- KRAMER, P.J. and J. S. BOOYER. 1995. Water relations of plants and soils. Academic press. NewYork,N. Y. 482p.