

Capítulo II

El Agua y el Potencial Hídrico

Francisco A. Squeo¹

INTRODUCCIÓN

El agua, junto con ser una de las moléculas más comunes de la tierra, es esencial para la existencia de la vida. La importancia del agua fue reconocida por las primeras civilizaciones. Para la antigua Grecia el agua era uno de los cuatro elementos básicos (tierra, aire, fuego y agua), mientras que para la antigua China era uno de los cinco elementos principales (agua, tierra, fuego, madera y metal). En la actualidad, se reconoce que la disponibilidad de agua no sólo limita la productividad vegetal sino que además el crecimiento y desarrollo de la humanidad.

Funciones del Agua en la Planta

Mucha de la fisiología vegetal se asocia con el estudio del agua, puesto que muchas funciones de la planta están determinadas por las propiedades del agua y los solutos disueltos en ella. Las funciones del agua en las plantas pueden ser agrupadas en: a) constituyente, b) solvente, c) reactante y d) mantención del turgor.

Constituyente. El agua representa entre el 80 al 90% del peso fresco de la mayoría de las plantas herbáceas, y sobre el 50% de las plantas leñosas. El agua en la célula vegetal típica se concentra en vacuola (50-80% del total) y el resto está en la pared (5-40%) y el citoplasma (5-10%). El agua es el principal constituyente del protoplasma, y además se encuentra asociado a la mayoría de los constituyentes del protoplasma (p.e., proteínas, lípidos). El agua también ocupa un papel importante en la pared celular (50% del volumen está ocupado por agua) y en los espacios intercelulares. Unas pocas plantas (p.e., las plantas poiquilohídricas) y órganos vegetales (p.e., la mayoría de las semillas) son capaces de tolerar la deshidratación sin perder su viabilidad. Sin embargo, en todos los casos, la deshidratación va acompañada de una pérdida de la actividad metabólica.

Solvente. El agua sirve como solventes para gases, minerales y otros solutos. Disueltos en agua, estos compuestos pueden entrar a la planta y moverse entre los distintos compartimentos. La mayoría de las paredes celulares y las membranas biológicas poseen alta permeabilidad al agua, lo que resulta en una fase líquida relativamente continua que permite el transporte de los solutos hacia distintos puntos de la planta.

Reactante. El agua es el substrato de muchos procesos importantes incluyendo la fotosíntesis y

¹ Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas e Instituto de Ecología y Biodiversidad, Casilla 599, La Serena, Chile. E-mail: f_squeo@userena.cl

procesos hidrolíticos. El papel del agua como reactante es tan importante como el del CO_2 en la fotosíntesis o el NO_3 en el metabolismo del nitrógeno.

Mantención del turgor. En agua tiene un papel fundamental en la mantención del turgor. La presión ejercida por el agua que entra al protoplasto determina el crecimiento celular. El agua es responsable de la mantención de la forma de las plantas herbáceas y de los órganos jóvenes poco lignificados en las plantas leñosas. Los cambios de turgor permiten explicar la apertura y cierre de estomas (ver Capítulo 3), y el movimiento de órganos como hojas y flores (ver Capítulo 17)

ESTRUCTURA Y PROPIEDADES DEL AGUA

La molécula de agua está constituida por dos átomos de hidrógeno unidos por enlaces covalentes al átomo de oxígeno. El ángulo que forman las dos uniones oxígeno-hidrógeno es en promedio de $104,5^\circ$. Puesto que la molécula de agua no es lineal, resulta en una especie polar. El agua presenta dos polos o centros de gravitación de carga negativa y positiva que resultan de la diferente concentración de electrones en el espacio.

Dado que el átomo de oxígeno es pequeño y bastante electronegativo, la concentración de electrones en su entorno es elevada, por lo que las cargas negativas sobre oxígeno y positiva entre los átomos de hidrógeno son considerables. En consecuencia, las atracciones dipolo-dipolo entre moléculas de agua son muy fuertes, puesto que las pequeñas moléculas de agua pueden acercarse mucho más que moléculas mayores. Esta atracción dipolo-dipolo en la que participa el átomo de hidrógeno se denomina puente de hidrógeno. Casi todas las propiedades físicas del agua se deben a la existencia del puente o enlace de hidrógeno en el estado sólido y líquido.

Propiedades físicas únicas

La importancia del agua en los organismos vivos es el resultado de sus propiedades físico-químicas únicas, que resultan anómalas al contrastarlas con otras sustancias comunes.

Líquida a temperatura fisiológica. Una molécula con el peso molecular del agua debería encontrarse como gas a temperatura ambiente, y debería tener un punto de congelamiento menor a 100°C . Sin embargo, el agua se encuentra en fase líquida a temperatura ambiente y su punto de congelamiento es a 0°C .

Calor específico. El agua tiene el mayor calor específico que cualquier otro compuesto conocido, salvo por el amoníaco líquido. El calor específico es la cantidad de energía necesaria para elevar en 1°C la temperatura un gramo de una sustancia. La unidad tradicional para medir energía, la *caloría*, se define como la energía requerida para calentar un gramo de agua en 1°C , desde $14,5$ a $15,5^\circ\text{C}$ a presión atmosférica (1 caloría = $4,184$ joules). El alto calor específico del agua explica la estabilidad de las temperaturas cerca de los grandes cuerpos de agua, y juega un papel importante en los sistemas terrestres naturales y bajo cultivo.

Calores latentes de vaporización y de fusión. El agua posee el mayor valor de calor latente de vaporización de las sustancias conocidas (2.255 J g^{-1} a 100°C). Este elevado valor puede atribuirse a la fuerza de los puentes de hidrógeno y a la gran cantidad de energía que se requiere para que una molécula de agua rompa se libere de las otras moléculas de agua que la rodean. El agua también posee un inusualmente alto calor latente de fusión (335 J g^{-1} a 0°C). Debido al alto calor de vaporización, la evaporación de agua tiene un importante efecto de enfriamiento y la condensación un efecto de calentamiento. El agua también es un excelente conductor de calor comparado con otros líquidos.

Transparencia. El agua es transparente a la radiación visible ($390 - 760 \text{ nm}$). Esta propiedad permite que la luz penetre dentro de los tejidos de las hojas alcanzando los cloroplastos. También puede penetrar los cuerpos de agua y hace posible la fotosíntesis de algas y plantas acuáticas. Sin embargo, es opaca a longitud de onda en el rango del infra-rojo por lo que el agua actúa como filtro y absorbe calor.

Cohesión y adhesión. Debido a la posibilidad de establecer puentes de hidrógeno, el agua se puede unir a otras moléculas de agua (cohesión) o a otras moléculas distintas (adhesión). El agua posee una tensión superficial más alta que la mayoría de los líquidos debido a las fuerzas cohesivas internas entre las moléculas. El agua tiende a adherirse fuertemente a superficies como arcillas, celulosa, moléculas de proteína y muchas otras sustancias. Tanto la propiedad de cohesión como de adhesión del agua son elementos básicos para la teoría de ascenso de la savia, la disponibilidad de agua en el suelo y en las relaciones hídricas en la planta.

Densidad. El agua también tiene una alta densidad, con un máximo a $+4^{\circ}\text{C}$. Es destacado el hecho que el hielo tenga un volumen 9% mayor que el agua líquida del cual está formado. El hielo se caracteriza por una estructura cristalina ordenada, en la fase líquida aumenta el desorden (pero aumenta el empaquetamiento) y en la fase vapor las moléculas individuales no están asociadas. Esta propiedad permite explicar porque el hielo flota, y porque las tuberías de agua se rompen al congelarse, pero también tiene importantes consecuencias en el daño por congelamiento en los tejidos. El que el derretimiento de los hielos polares cause un aumento del nivel del mar también es consecuencia de esta propiedad.

Constante dieléctrica. El agua posee una muy alta constante dieléctrica, lo que le permite neutralizar cargas eléctricas, y resulta en su comportamiento de solvente casi universal para electrolitos. La molécula de agua posee cargas parcialmente positivas y negativas. Esta propiedad le permite rodear a los iones de un electrolito (Fig. 1). También es un buen solvente para muchos no electrolitos porque puede formar puentes de hidrógenos con el N en grupos amino y el O en grupos carboxilo.

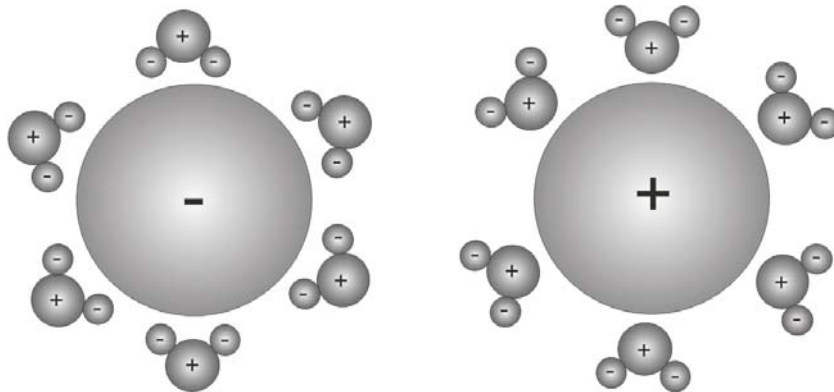


Fig. 1. Arreglo aproximado de las moléculas de agua que rodean a un anión (izquierda) y un catión (derecha). Esta cubierta de moléculas de agua tiende a separar a los iones de carga opuesta y les permite existir en solución. Esta capa (hidratación o solvatación) también altera el ordenamiento normal del agua e incrementa levemente el volumen.

Ionización y escala de pH. El agua está ligeramente ionizada; sólo una molécula de cada $55,5 \times 10^7$ están disociadas en sus iones hidrógeno (H^+) e hidroxilo (OH^-). La concentración de iones hidrógeno se expresa como pH ($\text{pH} = -\log [\text{H}^+]$). Es decir, el pH es igual al valor absoluto de la concentración de iones hidrógeno, expresada como exponente negativo de 10. Cuando la $[\text{H}^+]$ es igual a la $[\text{OH}^-]$, se tiene $\text{pH} = 7$. Una disminución en el pH por debajo de 7 indica un aumento de acidez, mientras que valores de pH superiores a 7 indican un aumento de alcalinidad.

Isótopos del agua. Los isótopos estables corresponden a esos isótopos de un elemento que son estables y que no decaen en el tiempo a través de procesos de emisión de radioactividad. En el caso del agua, ésta puede estar constituida por una o las dos formas isotópicas estables del hidrógeno (^1H , ^2H), mientras que el oxígeno puede ser uno de los tres isótopos estables (^{16}O , ^{17}O , ^{18}O). La especie de isótopo estable más abundante típicamente contiene el número más bajo de neutrones para ese elemento químico (Tabla 1).

Tabla 1. Listado de los isótopos estables y sus abundancias para los elementos químicos más comúnmente utilizados en investigaciones fisiológicas y ecológicas (tomado de Squeo & Ehleringer 2004).

Elemento	Isótopo	Abundancia (%)
Hidrógeno	^1H	99,985
	^2H	0,015
Carbono	^{12}C	98,89
	^{13}C	1,11
Nitrógeno	^{14}N	99,63
	^{15}N	0,37
Oxígeno	^{16}O	99,759
	^{17}O	0,037
	^{18}O	0,204

La forma molecular más abundante del agua tiene un peso molecular de 18 ($^1\text{H}-^{16}\text{O}-^1\text{H} = 99,73\%$), seguida por 20 ($^1\text{H}-^{18}\text{O}-^1\text{H} = 0,20\%$) y dos posibles formas con peso molecular de 19 ($^1\text{H}-^{17}\text{O}-^1\text{H} = 0,037\%$ y $^2\text{H}-^{16}\text{O}-^1\text{H} = 0,030\%$). Los isótopos estables no deben ser confundidos con los isótopos radioactivos de un elemento. Los isótopos radioactivos tienen un tiempo de vida limitado y finalmente decaen a una forma diferente del elemento. Los isótopos estables son medidos típicamente usando un espectrómetro de masa de proporción de isótopos gaseosos. La proporción de isótopos estables de un elemento se representa a través de la notación delta (δ), en relación a un estándar, según la siguiente ecuación:

$$\delta = \left(\frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} - 1 \right) * 1000\%$$

donde R_{muestra} y el $R_{\text{estándar}}$ son los cuocientes molares de los isótopos pesados sobre los livianos presentes en la muestra y el estándar, respectivamente. Los estándares internacionalmente reconocidos para hidrógeno y oxígeno es SMOW (estándar del agua oceánica media) (Squeo & Ehleringer 2004). La proporción de isótopos estables de hidrógeno se expresa como $\delta^2\text{H}$. En el caso del oxígeno, el isótopo ^{17}O es muy raro, por lo que usualmente se analiza el cuociente $^{18}\text{O} / ^{16}\text{O}$ y se expresa como $\delta^{18}\text{O}$.

La variación en la proporción de isótopos estables entre diferentes compuestos o entre dos situaciones, también llamada fraccionamiento isotópico, ocurre debido al comportamiento diferencial que tienen las moléculas que contienen las formas isotópicas pesadas respecto a las livianas. Este comportamiento diferencial puede ocurrir por causas cinéticas (i.e., durante una reacción química), durante el proceso de difusión y en situaciones de equilibrio dinámico (i.e., debido a las propiedades físicas de las moléculas).

Los océanos, el mayor volumen de agua del planeta, presenta sólo pequeña variación en la proporción de isótopos. Ahora, una vez que el agua se evapora de los océanos y más tarde se condensa como precipitación, existe una gran variación isotópica que depende tanto de la temperatura de la nube como de la cantidad de humedad residual remanente en la masa nubosa (Fig. 2). El agua del suelo, los ríos y lagos reflejan inicialmente los valores isotópicos de la precipitación, sin embargo ellos paulatinamente se van enriqueciendo por el proceso evaporativo, que favorece el movimiento del agua constituida con los isótopos más livianos hacia la fase vapor. La proporción de isótopos estables del agua puede utilizarse como una herramienta efectiva para determinar las fuentes de agua utilizada por las plantas (Squeo et al. 1999, Torres et al. 2002).

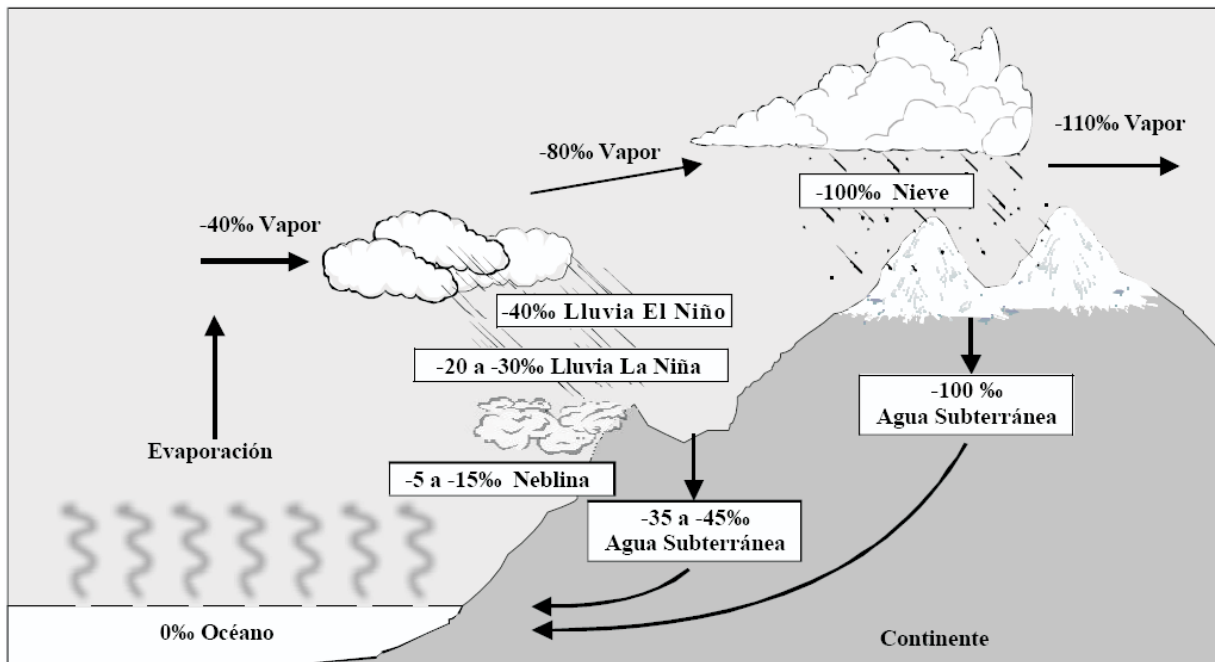


Fig. 2. Variación de la proporción de isótopos estables de hidrógeno ($\delta^2\text{H}$) en el ciclo del agua, en un transecto desde el Océano Pacífico a la Cordillera de Los Andes, a los 30°S en La Serena, Chile. Nótese que las lluvias suaves asociadas a los años La Niña difieren isotópicamente de las lluvias intensas de los años El Niño. El agua subterránea de las cuencas costeras con recarga pluvial poseen la marca isotópica de los años El Niño (tomado de Squeo & Ehleringer 2004).

ENERGÍA

Se puede llegar a determinar que la energía y la materia son los dos constituyentes básicos del planeta y el Universo, teniendo presente que la materia corresponde a todo lo que nos rodea, y la energía es el factor que provoca los cambios físicos de la materia, es decir, producir trabajo mecánico, emitir luz, generar calor, etc. Otras definiciones de energía encontradas en la literatura son: "La energía es algo que puede transformarse o actuar sobre la materia, sin embargo no ocupa espacio y no tiene masa"; "la energía es la capacidad de los cuerpos o conjunto de éstos para efectuar un trabajo"; "todo cuerpo material que pasa de un estado a otro produce fenómenos físicos que no son otra cosa que manifestaciones de alguna transformación de la energía".

Entre los modelos matemáticos y conceptuales que describen la energía se encuentran a) la mecánica cuántica, b) la teoría cinética y c) la teoría termodinámica.

Mecánica cuántica. La mecánica cuántica, conocida también como mecánica ondulatoria, estudia el comportamiento de la materia a escala muy pequeña. El concepto de partícula "muy pequeña" atiende al tamaño en el cual comienzan a notarse efectos como la imposibilidad de conocer con exactitud, arbitraria y simultáneamente la posición y el momento de una partícula, entre otros. A tales efectos suele denominarseles "efectos cuánticos". Así, la mecánica cuántica es la que rige el movimiento de sistemas en los cuales los efectos cuánticos sean relevantes. Se ha documentado que tales efectos son importantes en materiales mesoscópicos (unos 1000 átomos).

Las suposiciones más importantes de esta teoría son las siguientes:

- La energía no se intercambia de forma continua, sino que en todo intercambio energético hay una cantidad mínima involucrada, es decir un cuanto (cuantización de la energía).
- Al ser imposible fijar a la vez la posición y el momento de una partícula, se renuncia al concepto de trayectoria, vital en mecánica clásica. En vez de eso, el movimiento de una partícula queda regido por una función matemática que asigna, a cada punto del espacio y a cada instante, la probabilidad de que la partícula descrita se halle en tal posición en ese instante. A partir de esa

función, o función de ondas, se extraen teóricamente todas las magnitudes del movimiento necesarias.

Aunque la estructura formal de la teoría está bien desarrollada, y sus resultados son coherentes con los experimentos, no sucede lo mismo con su interpretación, que sigue siendo objeto de controversias.

Teoría cinética. La teoría cinética de los gases es una teoría física que explica el comportamiento y propiedades macroscópicas de los gases a partir de una descripción estadística de los procesos moleculares microscópicos. La teoría cinética se desarrolló con base en los estudios de físicos como Ludwig Boltzmann y James Clerk Maxwell a finales del siglo XIX.

Los principios fundamentales de la teoría cinética son los siguientes:

- Los gases están compuestos de partículas elementales (átomos, iones y moléculas) en movimiento constante y aleatorio a temperaturas mayores del cero absoluto (0°K).
- Las moléculas sufren colisiones aleatorias entre ellas y las paredes del recipiente contenedor del gas.
- Las colisiones entre las moléculas del gas y entre ellas y las paredes son elásticas.
- El volumen total ocupado por las moléculas del gas es despreciable frente al volumen del contenedor. Esto es equivalente a afirmar que las distancias entre partículas son relativamente grandes si las comparamos con su tamaño.
- Las fuerzas de atracción entre las moléculas son despreciables.
- Los efectos cuánticos son despreciables. Esto significa que las distancias entre las partículas son mucho mayores que su longitud de onda termal, y las moléculas pueden ser tratadas como objetos clásicos.

Adicionalmente, si el gas está en el interior de un recipiente, las colisiones con sus paredes se asume que son instantáneas y perfectamente elásticas.

Estos postulados describen el comportamiento de un gas ideal. Los gases reales se aproximan a este comportamiento ideal en condiciones de baja densidad y temperatura.

La velocidad promedio (V_{prom} , en m s^{-1}) de las partículas de un gas se puede calcular mediante la siguiente ecuación:

$$V_{\text{prom}} = \sqrt{\frac{8 R T}{\pi M}}$$

donde, R es la constante universal de los gases ideales ($8,314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$), T es la temperatura absoluta (en kelvins, K), π es 3,1416 y M es el peso molecular (g mol^{-1}). Esta ecuación nos indica que la velocidad media de las partículas es directamente proporcional a la raíz cuadrada de la temperatura e inversamente proporcional a la raíz cuadrada de la peso molecular. Partículas de menor masa y a mayor temperatura tendrán una velocidad media mayor que partículas de mayor masa a menor temperatura (Tabla 2). Al cambiar la temperatura desde 0° a 35°C, lo que abarca la mayoría de las temperaturas fisiológicas, las velocidades promedio de las partículas aumenta sólo en poco más del 6%.

Las partículas con mayor velocidad (mayor energía) son las más susceptibles de participar en procesos de fusión, evaporación y reacciones químicas. Cuando las moléculas de agua con mayor velocidad pasan al estado gaseoso durante la evaporación, la energía cinética de las moléculas restantes se reduce, es decir el agua líquida restante se enfría.

Teoría termodinámica. La termodinámica estudia la energía, la transformación entre sus distintas manifestaciones, como el calor, y su capacidad para producir un trabajo. Dado su interés para entender la relaciones hídricas en las plantas, a continuación profundizaremos algo más en ella.

Tabla 2. Velocidades moleculares promedio (V_{prom}) de tres gases.

	H_2	O_2	CO_2
Peso molecular (g mol^{-1})	2,01	32,0	44,0
V_{prom} (a 0°C , en m s^{-1})	1.696	425	362
V_{prom} (a 10°C , en m s^{-1})	1.727	433	369
V_{prom} (a 35°C , en m s^{-1})	1.801	451	385
V_{prom} (a 100°C , en m s^{-1})	1.982	497	424

TEORÍA TERMODINÁMICA

La termodinámica es la ciencia que estudia la transformación de la energía. Gracias a J. Willard Gibbs y otros, los principios de la termodinámica se aplican a la energía en general y son ampliamente utilizados en virtualmente todos los campos de las ciencias. Hay tres conceptos de la termodinámica que son muy útiles para la comprensión de las relaciones hídricas en plantas.

Ley cero de la termodinámica

A este principio se le llama "equilibrio térmico". Si dos sistemas A y B están a la misma temperatura, y B está a la misma temperatura que un tercer sistema C, entonces A y C están a la misma temperatura. Este concepto fundamental, aún siendo ampliamente aceptado, no fue formulado hasta después de haberse enunciado las otras tres leyes. De ahí que recibe la posición 0.

Primera Ley de la Termodinámica

La primera ley de la termodinámica puede ser enunciada de diversas formas: "en todos los cambios físicos y químicos, la energía no se crea ni se destruye, pero se transforma de una forma en otra"; "En todo proceso, la energía total del sistema más el ambiente que lo rodea permanece constante"; "usted no puede sacar algo de nada". Esta ley impone restricciones de lo que se puede hacer o no. Por ejemplo, la energía atrapada en las moléculas orgánicas durante la fotosíntesis no puede exceder a la energía lumínica absorbida. Resulta muy útil definir que vamos a entender por energía.

Energía interna. La energía interna es la suma de la energía cinética (E_c , debida al movimiento) y la energía potencial (E_p , debida a la posición). Estos conceptos los podemos visualizar en un péndulo en movimiento (Fig. 3). En la posición superior, el péndulo alcanza la máxima E_p y la mínima $E_c (=0)$, mientras que en la posición inferior se logra la mínima $E_p (=0)$ y la máxima E_c .

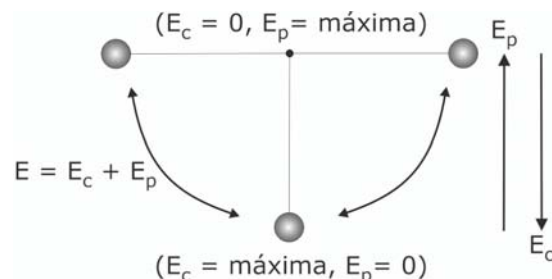


Fig. 3. En un péndulo con movimiento perfecto, la energía interna (E) se mantiene constante, y en todos los puntos es la suma de la energía cinética (E_c) más la energía potencial (E_p).

Un cambio en la energía interna puede expresarse como: $\Delta E = q - w$, donde q es el calor agregado al sistema y w es el trabajo realizado por el sistema.

Por otro lado, usando como modelo un émbolo, sabemos que el trabajo de expansión realizado por

un sistema puede expresarse como: $w = P \Delta V$, donde P es la presión y ΔV es el cambio de volumen (Fig. 4).

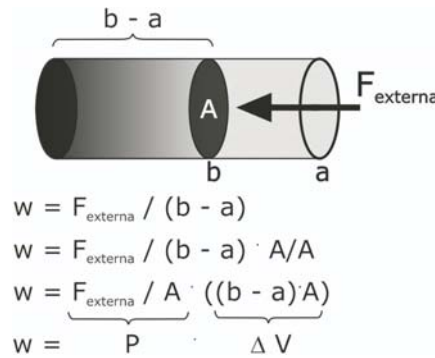


Fig. 4. El trabajo realizado al comprimir un émbolo con una fuerza externa (F_{externa}) provocando un desplazamiento entre el punto a al punto b es equivalente al producto entre la presión y el cambio de volumen. A = área.

Entalpía. La entalpía (H) se define como la cantidad de calor absorbida por un sistema cerrado, a presión y temperatura constante, que provoca un cambio de estado asociado con su volumen. Esta medida de la energía integra a la energía interna y el factor presión-volumen, importante para gases.

$$H = E + PV$$

donde, E es la energía interna, P es la presión y V es el volumen. Al producto PV se le llama producto presión-volumen.

Un cambio de entalpía puede ocurrir por un cambio en la energía interna y/o un cambio en el factor PV :

$$\Delta H = \Delta E + \Delta PV$$

Dado que $\Delta E = q - w$ y que $w = P \Delta V$, entonces la ecuación anterior nos queda como:

$$\Delta H = q - \Delta PV + \Delta PV$$

Finalmente, a P constante, el cambio de entalpía es igual al calor absorbido ($\Delta H = q$). Esta es válido para gases. En un proceso endotérmico, ΔH será mayor que cero (absorbe calor), mientras que en un proceso exotérmico ΔH será menor que cero (libera calor). Para líquidos y sólidos, dado que el factor $\Delta PV \approx 0$, el cambio de entalpía es muy cercano al cambio en energía interna.

Segunda Ley de la Termodinámica

La segunda ley de la termodinámica puede ser formulada también de varias formas: "en cualquier conversión de energía, parte de ella se transfiere en forma de calor a los alrededores"; "el calor no puede convertirse por completo en trabajo, sin cambiar alguna parte del sistema"; "cualquier sistema, más sus alrededores, tiende en forma espontánea a un mayor desorden"; "ningún proceso real puede ser 100% eficiente"; "no se recupera el total de lo que se invierte". Entre las consecuencias importantes de esta ley esta que, por ejemplo, la fotosíntesis nunca puede alcanzar el 100% de eficiencia, porque parte de la energía lumínica absorbida se perderá en forma de calor.

Entropía. De esta ley se deriva el término de entropía (S), una medida del desorden. Puesto que no es posible calcular un valor absoluto de la entropía, usualmente se calcula el cambio de entropía (ΔS). En un proceso espontáneo la entropía del sistema más sus alrededores aumenta, y será irreversible a menos que se agregue la energía perdida. Al contrario, un proceso será reversible siempre y cuando no haya cambio de entropía.

La entropía es un concepto valioso, porque nos fuerza a pensar a cerca del grado de desorden del universo y de como los cambios que nosotros observamos como espontáneos en nuestro alrededor implica necesariamente un aumento en el desorden en otra parte del universo.

Tercera Ley de la Termodinámica

La tercera ley de la termodinámica afirma que es imposible alcanzar una temperatura igual al cero absoluto mediante un número finito de procesos físicos. Puede formularse también como que a medida que un sistema dado se aproxima al cero absoluto, su entropía tiende a un valor constante específico.

Energía Libre de Gibbs

En la década de 1870, J. Willard Gibbs introdujo el concepto de energía libre. Esta puede ser definida como "la medida de la energía máxima disponible para convertirse en trabajo, a temperatura (T) y presión (P) constante" o como "el trabajo neto que se obtiene, a T y P constante, cuando la reacción ocurre en condiciones reversibles". Este concepto reúne toda la energía disponible (i.e., la energía interna y el factor presión-volumen) en el sistema menos la que se perderá a consecuencia de la entropía.

Un cambio en energía libre de Gibbs (ΔG) se puede expresar como:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S, \text{ o como } \Delta G = \Delta E + \Delta PV - T\Delta S$$

Debido a que la energía interna y la entropía no se pueden conocer exactamente, G no puede ser calculada. Sin embargo, es posible conocer un cambio en energía libre de Gibbs entre dos estados de un sistema ($\Delta G = G_2 - G_1$). Por ejemplo, el cambio en energía libre estándar (ΔG° , en joules) de una reacción química puede ser determinado como:

$$\Delta G^\circ = -RT \ln K_{eq}$$

donde, R es la constante universal de los gases ideales ($8,314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$), T es la temperatura absoluta (en kelvins, K), \ln es el logaritmo natural y K_{eq} es la constante de equilibrio (actividad de los productos / actividad de los reactantes).

En una reacción hipotética: $A + B \rightarrow C + D$; la constante de equilibrio (K_{eq}) es:

$$K_{eq} = [C] [D] / [A] [B]$$

Donde [A], [B], [C] y [D] corresponde a las concentraciones efectivas (actividad) de los reactantes y productos de la reacción.

POTENCIAL QUÍMICO Y POTENCIAL HÍDRICO

Hasta ahora podemos discutir sobre el cambio de energía libre de todo el sistema o de cualquiera de sus componentes. Sin embargo, es claro que un volumen grande de agua tiene más energía libre que uno más pequeño.

Potencial químico. Al estandarizar por el peso molecular de la sustancia, el resultado se hace independiente de la cantidad de sustancia considerada. El potencial químico (μ_i) es la energía libre por mol de sustancia i . Es decir, el potencial químico es la forma de describir el trabajo que un mol de moléculas de la sustancia i puede realizar. En consecuencia, el potencial químico, al igual que la temperatura y la concentración de solutos, es independiente de la cantidad de sustancia considerada.

Potencial hídrico. El potencial químico del agua (o potencial hídrico) es un concepto muy valioso para la fisiología vegetal. Por definición, el potencial hídrico (Ψ , letra griega mayúscula psi) se define como el potencial químico del agua en un sistema o parte de un sistema (μ_w) comparado con el potencial químico del agua pura en condiciones estándar (μ_o) el cual es fijado en cero. En este caso, se entiende por condiciones estándar a una presión atmosférica ($1 \text{ atm} = 0,1 \text{ MPa}$), y a la

misma temperatura y posición gravitacional (altura) que el sistema que se está comparando.

Para expresar el potencial hídrico en unidades de presión, se divide por el volumen molar parcial del agua. Esta definición se puede expresar como:

$$\Psi = (\mu_w - \mu_o) / V_w$$

donde, μ_w es el potencial químico del agua en el sistema bajo estudio; μ_o es el potencial químico del agua pura a 1 atm, y misma altura y temperatura que el sistema considerado; y V_w es el volumen molar parcial del agua ($18 \text{ cm}^3 \text{ mol}^{-1}$). El V_w es relativamente constante para la mayoría de las temperaturas y contenidos de agua de las células y suelo. Sin embargo esta simplificación no se cumple en soluciones concentradas, suelo y semillas muy secas, y en otros sistemas con potenciales hídricos por debajo de -10 MPa , puesto que 1 mol de agua ya no ocupa 18 cm^3 . En estos casos no se puede expresar el potencial hídrico en unidades de presión, y se debe dejar en unidades de energía ($\Psi = (\mu_w - \mu_o)$, en joules mol^{-1}).

GRADIENTES DE POTENCIAL HÍDRICO

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 CO_2 ; 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 todos los procesos químicos, incluyendo los catalizados por enzimas, dependen de colisiones producidas por moléculas que difunden.

La difusión se puede definir como el movimiento neto de moléculas de regiones de mayor energía libre hacia regiones de menor energía libre, hasta que se alcanza la condición de equilibrio. Debido a que los gradientes de potencial químico o hídrico producen la fuerza impulsora de la difusión, es importante entender los cuatro factores principales que producen estos gradientes (Fig. 5).

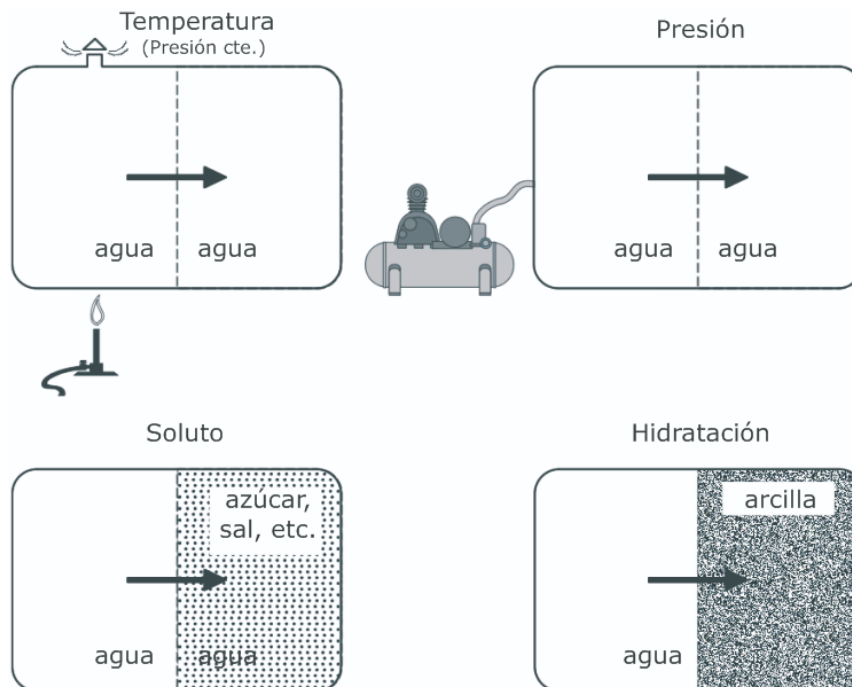


Fig. 5. Modelos para sistemas con difusión. En cada caso el agua se mueve desde el compartimiento izquierdo al derecho, a través de una membrana semipermeable, en respuesta a un gradiente de potencial hídrico (Modificado de Salisbury & Ross 1994).

Gradiente de temperatura. Los gradientes de temperatura pueden ser importantes en algunas situaciones, por ejemplo en las plantas andinas o de tundra, donde las raíces pueden estar cerca del punto de congelamiento mientras las hojas que son calentadas por el sol y pueden superar los 20°C. El agua se moverá desde la zona con mayor temperatura a la zona con menor temperatura.

Gradiente de concentración o actividad. Para las partículas de soluto en las plantas (iones minerales, azúcares y otros), la actividad (o concentración efectiva al incluir el factor de ionización del soluto) es el factor más importante para que se presenten los gradientes de potencial hídrico que impulsan la difusión. En un gradiente de actividad, el movimiento de moléculas ocurrirá de zonas de mayor concentración a zonas de menor concentración. Sin embargo, independiente de cualquier efecto sobre la concentración del solvente (agua), las partículas de soluto reducen el potencial químico del solvente. Esta reducción estaría asociada principalmente a la disminución de la fracción molar del solvente (i.e., $[\text{moles de solvente}]/([\text{moles de soluto}] + [\text{moles de solvente}])$).

Si existe una membrana semi-permeable que impide el paso del soluto, el agua se moverá desde la solución diluida a la concentrada. A este caso especial de difusión se denomina osmosis. La entrada de agua a las células usualmente está asociada a osmosis.

Gradiente de presión. Puesto que la presión está incluida en la ecuación que define la energía libre de Gibbs ($\Delta G = \Delta E + \Delta PV - T\Delta S$), el aumento de presión incrementa la energía libre, y por consiguiente, el potencial químico de un sistema. En un gradiente de presión, el agua se moverá desde la zona con mayor presión a la zona con menor presión. Este efecto de la presión es de importancia para la fisiología vegetal, ya que el contenido de gran parte de las células está con presión positivas comparada con sus alrededores, mientras que el contenido del xilema puede encontrarse con presiones negativas (en tensión).

Gradiente de hidratación. Muchas superficies con carga eléctrica, como la de las partículas de arcilla del suelo, proteínas o polisacáridos de la pared celular, tienen gran afinidad por las moléculas de agua. Aún superficies que no poseen carga neta son capaces de hidratarse a causa de los puentes de hidrógeno (p.e., almidón). Tales enlaces son un proceso espontáneo que libera energía ($\Delta G < 0$). Los poros del suelo o de la pared celular ofrecen una matriz de hidratación donde el agua es absorbida (adhesión) y retenida con mucha fuerza.

Velocidad de difusión

El agua se moverá en respuesta a gradientes de potencial hídrico, de una zona con mayor potencial hídrico a una zona con menor potencial hídrico. ¿Pero de qué depende la velocidad de difusión? La velocidad de difusión depende de: a) el gradiente de potencial químico o hídrico por unidad de distancia, b) la permeabilidad del medio, y c) la temperatura absoluta. Estos factores se discuten a continuación.

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. La Primera Ley de Fick se puede escribir como:

$$\frac{dm}{dt} = -DA \frac{dC}{dx}$$

donde dm/dt representa la rapidez a la que m moles de soluto atraviesan la barrera o plano de referencia A en un tiempo t (en s), dC/dx ($\text{mol m}^{-3} \text{m}^{-1}$) es el gradiente de concentración (C , mol m^{-3}) por unidad de distancia (x , m), D es el coeficiente de difusión o tasa de difusión específica y A es el área de la membrana (en m^2). El signo negativo se debe a que la difusión se realiza de mayor a menor concentración.

Otra forma de la Primera Ley de Fick es como flujo volumétrico (J_v , cantidad de sustancia que cruza una cierta área por unidad de tiempo, $\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$), a través de la siguiente ecuación:

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

Dentro de las dimensiones de la células vegetales, la velocidad de difusión es considerable a distancias pequeñas, pero es muy lenta a distancias grandes.

Efecto temperatura. Al aumentar la temperatura se incrementa la velocidad promedio de las partículas, lo cual aumenta la velocidad de difusión. Como se vio en la Tabla 2, este efecto no es muy grande para el rango de temperaturas fisiológicas. El Q_{10} para la difusión de muchos gases es cercana a 1,03 (i.e., la velocidad de difusión de un gas aumenta en un factor de 1,03 cuando la temperatura se eleva 10°C). Para la difusión de solutos disueltos en agua tienen Q_{10} de 1,2 a 1,3. Esto se debe a que el incremento de temperatura rompe los puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua, y entonces los solutos difunden más rápido. La viscosidad del agua disminuye en tanto que su permeabilidad a los solutos aumenta.

Flujo de masa

El flujo de masa se refiere al flujo de un fluido en respuesta a un gradiente de presión e implica grupos de átomos o moléculas que se mueven juntas en una dirección. Cuando se abre un grifo o se descarga un inodoro, el agua sale producto de la diferencias de presión. Otro ejemplo clásico de flujo de masa ocurre en el xilema en una planta con transpiración activa.

El flujo de masa es descrito por la ley de Poiseuille, la que indica que el flujo de un volumen de fluido (dV/dt) a través de un tubo depende del gradiente de presiones entre los extremos del tubo, el radio del tubo y la viscosidad del fluido, como:

donde r es el radio del cilindro, η es la viscosidad de la solución y $-(dP/dx)$ es el gradiente negativo

$$\frac{dV}{dt} = - \frac{\pi \cdot r^4}{8\eta} \cdot \frac{dP}{dx}$$

de presión hidrostática. El factor πr^4 incluye al área del tubo (πr^2) y al radio al cuadrado. A medida que el radio se duplica, la velocidad de flujo aumenta por un factor de 2^4 (16 veces); de tal forma que el flujo en tubos anchos es mucho mayor que en los de menor diámetro.

El flujo volumétrico (J_v) que corresponde al flujo de un volumen por unidad de tiempo y área, queda representado según la Ley de Poiseuille como:

$$J_v = - \frac{r^2}{8\eta} \cdot \frac{dP}{dx}$$

COMPONENTES DEL POTENCIAL HÍDRICO

El potencial hídrico puede ser descompuesto en componentes, los cuales dependen de distintos factores. Los dos componentes más importantes del potencial hídrico son el potencial de presión (Ψ_p) y el potencial osmótico o de soluto (Ψ_s) (Fig. 6). Ya hemos indicado que el agua pura en condiciones estándar tiene un valor de cero. El Ψ_s del agua pura es cero (condición estándar) y la adición de solutos resulta en una reducción del potencial osmótico. Por convención, Ψ_p es cero a la presión atmosférica. Un aumento de presión resulta en un Ψ_p positivo, y en condiciones de tensión el Ψ_p es negativo. Una solución sometida a presión puede tener un Ψ menor, igual o mayor que cero.

Ósmosis

La ósmosis es un caso especial de difusión. Un osmómetro es un dispositivo que permite cuantificar la ósmosis (Fig. 7). Este aparato de laboratorio tiene un equivalente en las células vivas. De hecho las células vivas pueden ser consideradas sistemas osmóticos. En ambos casos se pueden presentar las siguientes situaciones: a) dos o más volúmenes de solución están aislados entre sí

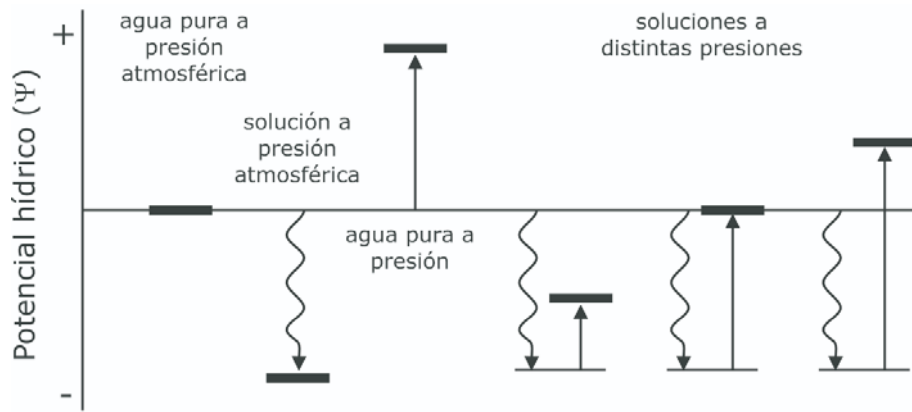


Fig. 6. Posible niveles del potencial hídrico (Ψ). Los rectángulos negros representan el valor relativo del Ψ . Las flechas onduladas representan al Ψ_s y las flechas rectas sugieren el efecto del Ψ_p . Las flechas representan valores positivos (hacia arriba) y negativos (hacia abajo).

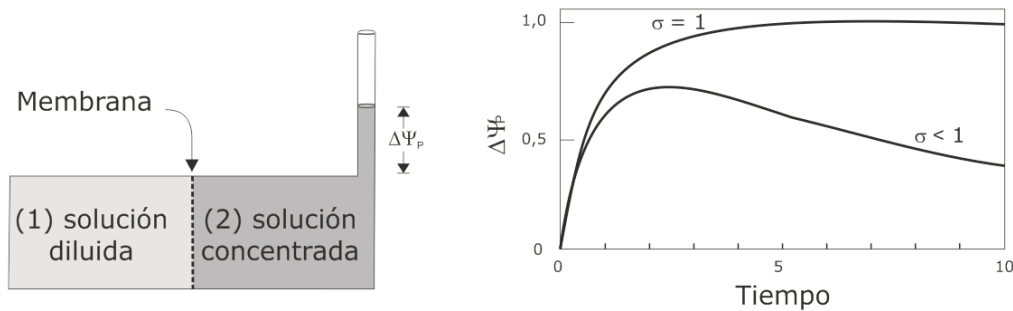


Fig. 7. A la izquierda se muestra el esquema de un osmómetro. El agua se mueve desde el compartimiento 1 al 2, a través de una membrana, en respuesta a un gradiente de potencial hídrico. La membrana puede ser semipermeable perfecta ($\sigma = 1$) o dejar pasar al soluto ($\sigma < 1$). En el gráfico se puede conocer la presión osmótica inicial por medio de la pendiente para tiempos pequeños.

por una membrana que restringe el movimiento de partículas de soluto mucho más que el de solvente.; b) al pasar el soluto se produce un aumento de presión. En el caso de un osmómetro, el aumento de presión se refleja por la subida de la columna de agua. En el caso de $\sigma < 1$ una célula vegetal, la pared celular soporta el aumento de presión.

En sistemas simples a temperatura constante, el potencial hídrico (Ψ , expresado en MPa) es la suma de sus componentes: el potencial de presión (Ψ_p) y el potencial osmótico o de soluto (Ψ_s):

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

En un osmómetro, el movimiento de agua a través de una membrana semipermeable desde un compartimiento 1 con agua pura hacia un compartimiento 2 que posee una solución concentrada es explicada por la diferencia de potencial hídrico entre ambos compartimentos ($\Delta\Psi$) (Fig. 8).

En el estado inicial, $\Psi_{(1)} = 0$ y $\Psi_{(2)} = \Psi_{(2)s} < 0$, por lo que $\Psi_{(2)} < \Psi_{(1)}$. Puesto que existe un gradiente de potencial hídrico, el agua va a entrar y provocar un aumento del $\Psi_{(2)p}$. El agua dejará de entrar cuando $\Psi_{(2)s}$ y $\Psi_{(2)p}$ se contrarresten (i.e., $\Psi_{(2)s} = \Psi_{(2)p}$), puesto que bajo esta condición $\Psi_{(2)} = \Psi_{(1)}$.

Una situación equivalente ocurre si colocamos una solución diluida en el compartimiento 1 y mantenemos la solución concentrada en el compartimiento 2. En este caso, el estado inicial será $\Psi_{(1)} = \Psi_{(1)s} < 0$, $\Psi_{(2)} = \Psi_{(2)s} < 0$, pero $\Psi_{(2)s} < \Psi_{(1)s}$ por lo que $\Psi_{(2)} < \Psi_{(1)}$. El agua dejará de entrar cuando $\Psi_{(1)} = \Psi_{(1)s} = \Psi_{(2)} = \Psi_{(2)p} + \Psi_{(2)s}$.

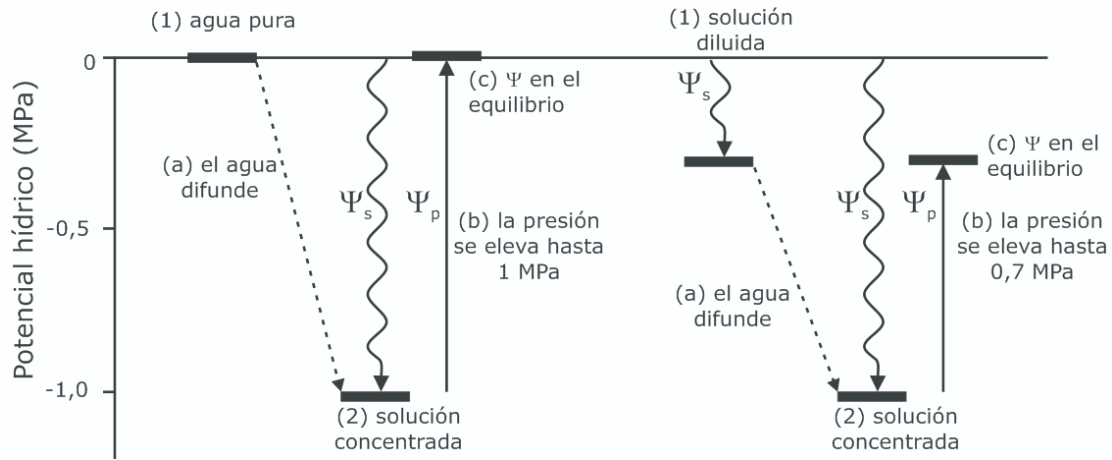


Fig. 8. Difusión de agua en un osmómetro. Lado izquierdo: compartimiento 1 con agua pura y compartimiento 2 con una solución concentrada. Lado derecho: compartimiento 1 con una solución diluida ($\Psi = -0,3$ MPa) y compartimiento 2 con una solución concentrada ($-1,0$ MPa). En ambos casos el agua difunde de 1 a 2 hasta que el $\Psi_{(2)} = \Psi_{p(2)} - \Psi_{s(2)} = \Psi_{(1)}$.

Coefficiente de reflexión

Un osmómetro ideal posee una membrana semipermeable perfecta, y por lo tanto sólo el solvente puede atravesar la membrana y no el soluto. Sin embargo, las células pueden no comportarse como sistemas osmóticos perfectos. Una forma de evaluar la permeabilidad de la membrana al soluto es con el término coeficiente de reflexión (σ).

El flujo volumétrico entre dos compartimentos de un sistema osmótico puede ser descrita por la siguiente ecuación general:

$$J_v = L_p (\Psi_{(1)p} - \Psi_{(2)p} + \sigma (\Psi_{(1)s} - \Psi_{(2)s}))$$

donde J_v es la tasa de flujo con que un volumen de agua cruza la membrana por área de membrana ($\text{m}^3 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), L_p es la conductividad hidráulica de la membrana ($\text{m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$), $(\Psi_{(1)p} - \Psi_{(2)p})$ es la diferencia de presión a través de la membrana (en MPa), σ es el coeficiente de reflexión y $(\Psi_{(1)s} - \Psi_{(2)s})$ es la diferencia de potencial osmótico entre los compartimentos. Si $\sigma = 1$, entonces tenemos una membrana semipermeable perfecta y $J_v = L_p (\Psi_{(1)} - \Psi_{(2)}) = L_p \Delta\Psi$, y el agua se moverá a favor del gradiente de potencial hídrico. En el otro extremo, con un $\sigma = 0$, $J_v = L_p (\Psi_{(1)p} - \Psi_{(2)p}) = L_p \Delta\Psi_p$, y el agua se moverá sólo en respuesta a la diferencia de potenciales de presión (Fig. 7).

Algunos valores de coeficientes de reflexión medidos en membranas de células vegetales de algunos no electrolitos se muestra en la tabla 3. Estos ejemplos ilustran el papel central de las membranas celulares y sus coeficientes de reflexión en las relaciones hídricas de la célula. El agua se mueve a altas tasas porque las membranas plasmáticas permiten el paso de ella rápidamente, y

Tabla 3. Coeficientes de reflexión (σ) de membranas celulares de plantas para algunos no electrolitos. Modificado de Kramer y Boyer (1995).

Soluto	σ
Sacarosa	1,04 a 0,95
Manitol	1,02 a 1,06
Urea	0,91 a 1,06
Etilén glicol	0,94 a 1,00
Etanol	0,25 a 0,4
Metanol	0,15 a 0,38
Acetona	0,17

las fuerzas osmóticas son generadas por los solutos porque las membranas biológicas se comportan cerca del ideal para los solutos que normalmente se encuentran en las células. Sin la membrana plasmática, el potencial osmótico no se podría expresar y el agua no se movería rápidamente para regular la mantención del turgor celular.

Diagrama de Höffler

El diagrama de Höffler (Fig. 9) describe la relación entre el potencial hídrico y sus dos componentes primarios (Ψ_p y Ψ_s) respecto al contenido relativo de agua de la célula (CRA) o el volumen celular relativo. El concepto de este diagrama fue ideado por K. Höffler en 1920.

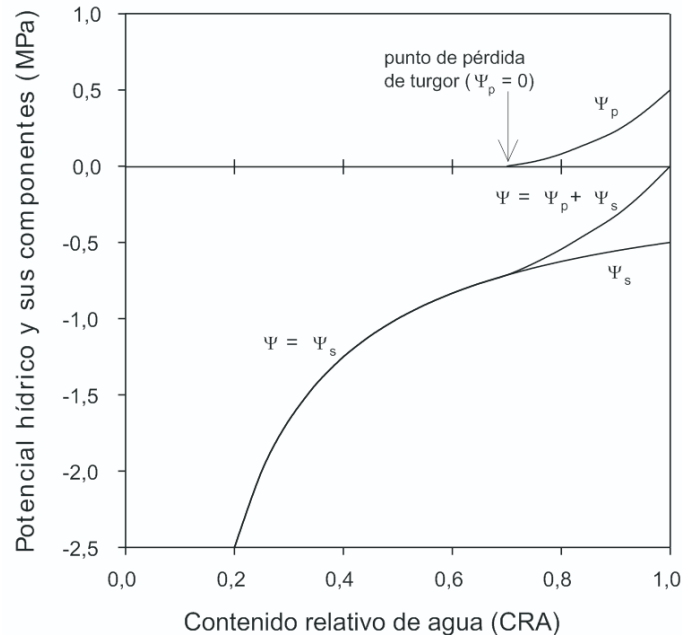


Fig. 9. Diagrama de Höffler. Se muestra como varían los componentes del potencial hídrico con el contenido relativo de agua (CRA).

La curva de Ψ_s se obtiene a partir de la relación simple de dilución, la cual es una aproximación cercana para soluciones molales diluidas:

$$\Psi_{s1}V_1 = \Psi_{s2}V_2$$

donde V es el volumen celular, y los subíndices 1 y 2 indican la situación antes y después de la dilución, respectivamente. En los sistemas osmóticos reales, a diferencia de los sistemas osmóticos ideales, cuando el agua difunde a través de la membrana no sólo causa un incremento de la presión, sino que también diluye la solución. Esto eleva el Ψ_s de la solución (i.e., lo hace menos negativo), de manera que la presión requerida para alcanzar el equilibrio será menor de lo que podría predecirse del Ψ_s original.

La curva de Ψ_p depende del diámetro del tubo del osmómetro, o de las propiedades elásticas de la pared celular; es pronunciada si el tubo es estrecho o la pared es rígida, y más tendida si el tubo es ancho o la pared es más elástica. Finalmente, la curva del potencial hídrico es la suma de ambos componentes ($\Psi = \Psi_p + \Psi_s$).

Partiendo de un tejido completamente hidratado (i.e., con un contenido relativo de agua, CRA = 1), en la medida que este pierde agua, el Ψ_p se va reduciendo hasta hacerse cero. Ese punto corresponde al punto de pérdida de turgor (equivalente al punto de marchitez permanente). Por debajo de ese punto, el $\Psi = \Psi_s$. En una célula hidratada (i.e., con $\Psi_p > 0$), la vacuola ocupa una parte importante del volumen celular y el protoplasto está ejerciendo una presión positiva sobre la pared

celular. Luego de perder turgor ($\Psi_p = 0$), tanto la vacuola como cloroplastos y otras estructuras del protoplasto han perdido una cantidad importante de agua (Fig. 10).

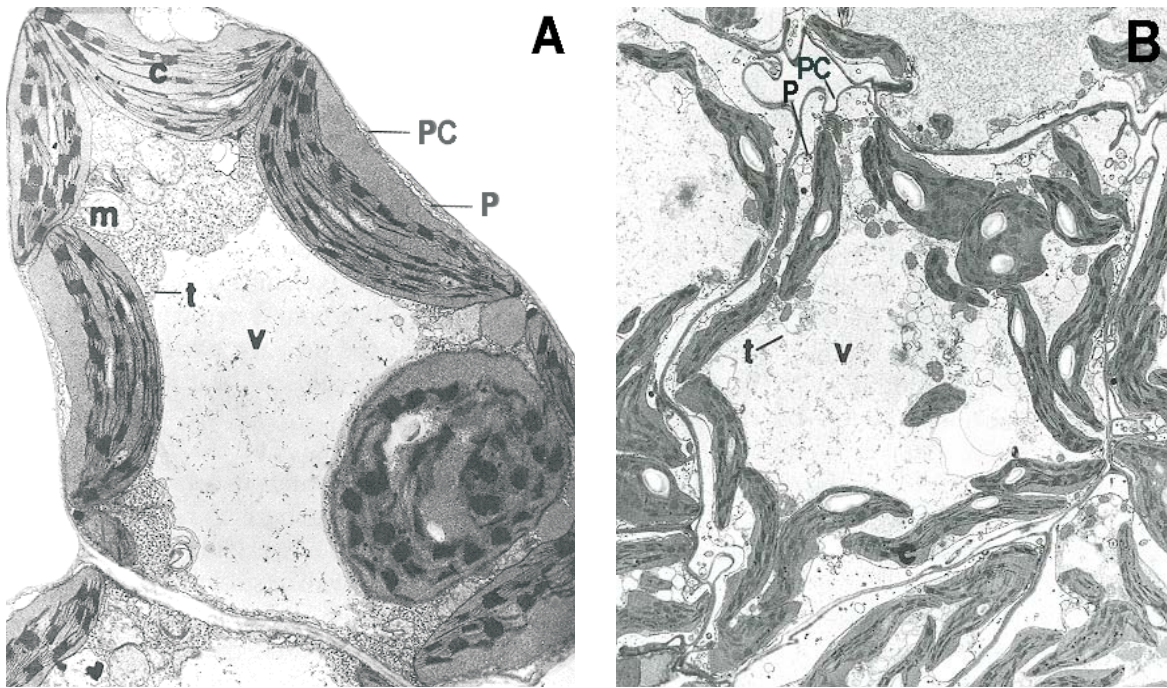


Fig. 10. Efecto del potencial hídrico en el turgor celular. (A) Célula de mesófilo de una hoja de girasol con un potencial hídrico de $-0,44$ MPa y un contenido relativo de agua del 99%. Pared celular (PC), membrana plasmática (P), cloroplasto (c), mitocondria (m), vacuola (v) y tonoplasto (t). (B) igual que en (A) pero con un potencial hídrico de $-2,11$ MPa y un contenido relativo de agua del 35%. Modificado de Kramer y Boyer (1995).

Otros Componentes del Potencial Hídrico

El potencial hídrico en el continuo suelo-planta-atmósfera puede depender de distintos componentes del potencial hídrico. La siguiente ecuación describe los principales componentes del potencial hídrico en el suelo y plantas:

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

Ya hemos descrito el potencial de presión (Ψ_p) y el potencial osmótico (Ψ_s); los otros dos componentes son el potencial mátrico (Ψ_m) y el potencial gravitacional (Ψ_g).

Potencial mátrico (Ψ_m). Este se asocia a la capacidad de una matriz a adsorber moléculas de agua adicionales a la presión atmosférica, y que se explica en parte por las fuerzas de cohesión y adhesión que se generan dentro de los capilares de la matriz. En algunos textos se le hace equivalente al Ψ_p , sin embargo, por motivos prácticos es preferible considerarla en forma separada. El Ψ_m puede ser el componente del Ψ más importantes en superficies coloidales o hidrófila seca, como es el caso del suelo (particularmente en suelos arcillosos) y en la pared celular (y sus derivados como madera y papel). El Ψ_m se puede medir en terreno con un tensiómetro, y en laboratorio se utiliza el método la placa de presión (o membrana de Richards). En este caso se suele construir una curva de retención de humedad.

Potencial gravitacional (Ψ_g). Es aquel relacionado con la fuerza de gravedad. Tiene signo positivo en dirección a la gravedad. En el suelo permite explicar la velocidad de infiltración. Por otro lado, las plantas que están transpirando deben movilizar agua en contra del Ψ_g , desde el suelo a la atmósfera, y en este caso el $\Psi_g < 0$. En general, este valor de potencial aumenta $0,01$ MPa m^{-1} por

encima del nivel del suelo por lo que es importante de considerar en árboles altos.

Gradientes de potencial hídrico entre el suelo y la planta

Los principales componentes del Ψ en el suelo corresponde al Ψ_m (más relevante mientras más pequeños son los poros del suelo), seguido por el Ψ_s (importante en suelos salinos). En la pared celular, también el $\Psi = \Psi_m + \Psi_s$. En el protoplasto celular el $\Psi = \Psi_s + \Psi_p$. En el xilema de una planta que esta transpirando, el Ψ es explicado casi completamente por el Ψ_p (con valor negativo, puesto que la columna de agua esta en tensión) y puede tener una pequeña contribución de Ψ_s .

En el continuo suelo-planta-atmósfera, en una planta que transpira normalmente, el suelo posee el

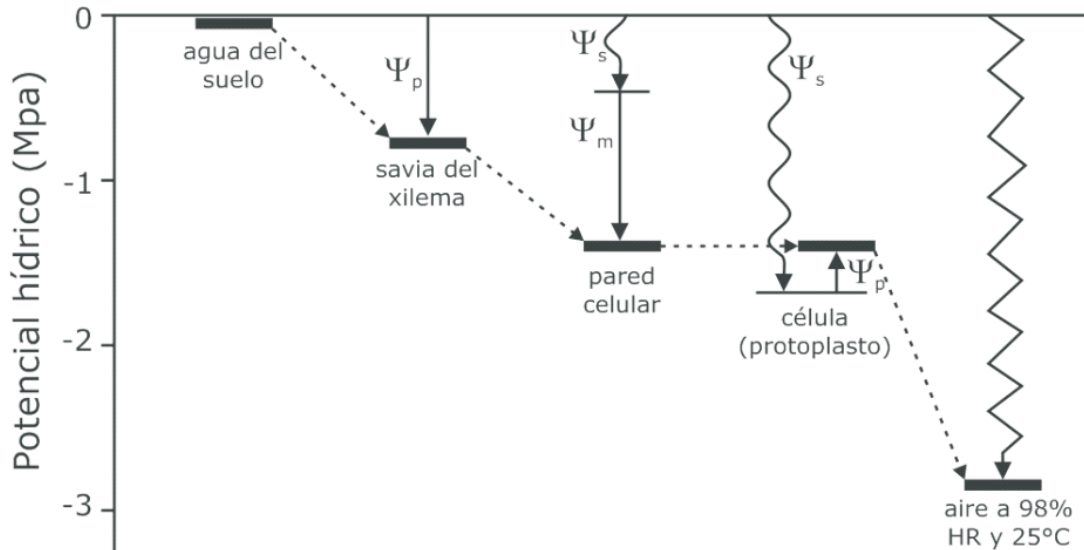


Fig. 11. Difusión de agua a favor de un gradiente de potencial hídrico, desde el suelo (Ψ levemente menor que cero, debido al Ψ_m), a través de la planta, hacia la atmósfera ($\Psi = -2,77$ MPa con una HR de 98% y a 25°C). Los rectángulos negros representan el valor del Ψ . En este esquema, el Ψ de la pared celular esta en equilibrio con el Ψ del protoplasto.

potencial hídrico más alto (normalmente algo menor que 0 Mpa) y la atmósfera el más bajo (p.e., -2,77 MPa con una HR de 98% y a 25°C) (Fig. 11).

El potencial hídrico de la atmósfera se puede calcular con una ecuación derivada de la ley de Raoult:

$$\Psi = - \frac{RT}{V} \ln \frac{p}{p^0}$$

donde, R es la constante universal de los gases ideales, T es la temperatura absoluta, V es el volumen molar del agua, p^0 es la presión parcial de vapor de agua de saturación y p es la presión parcial actual de la atmósfera. Puesto que la HR es $100p/p^0$, también se puede escribir como:

$$\Psi = - \frac{RT}{V} \ln \frac{HR}{100}$$

Con esta ecuación se puede obtener el potencial hídrico del aire cuando se conoce su temperatura y humedad relativa (Tabla 4). La transpiración de una planta depende más de la diferencia de presión de vapor ($DPV = p^0 - p$) que de la HR (ver Capítulo 3). En la figura 12 se muestran las presiones parciales de valor de agua a saturación (p^0) y a humedades relativas del 50% y 25%. El DPV

aumenta fuertemente con aumentos de temperatura.

Tabla 4. Potencial hídrico del aire (MPa) en un rango de humedades relativas y temperatura. Nótese que el efecto de la temperatura esta dado exclusivamente por su inclusión en el factor RT/V , y no por cualquier efecto sobre la presión parcial (incorporada en la HR).

T (°C)	Humedad Relativa (%)									
	100	99,5	99	98	95	90	75	50	30	10
10	0,0	-0,65	-1,31	-2,64	-6,7	-13,8	-37,6	-90,5	-157,2	-300,6
15	0,0	-0,67	-1,33	-2,68	-6,8	-14,0	-38,2	-92,0	-159,9	-305,7
20	0,0	-0,68	-1,36	-2,73	-6,9	-14,2	-38,8	-93,5	-162,5	-310,8
25	0,0	-0,69	-1,38	-2,77	-7,0	-14,5	-39,5	-95,1	-165,2	-315,9
30	0,0	-0,70	-1,40	-2,81	-7,1	-14,7	-40,0	-96,5	-167,6	-320,5

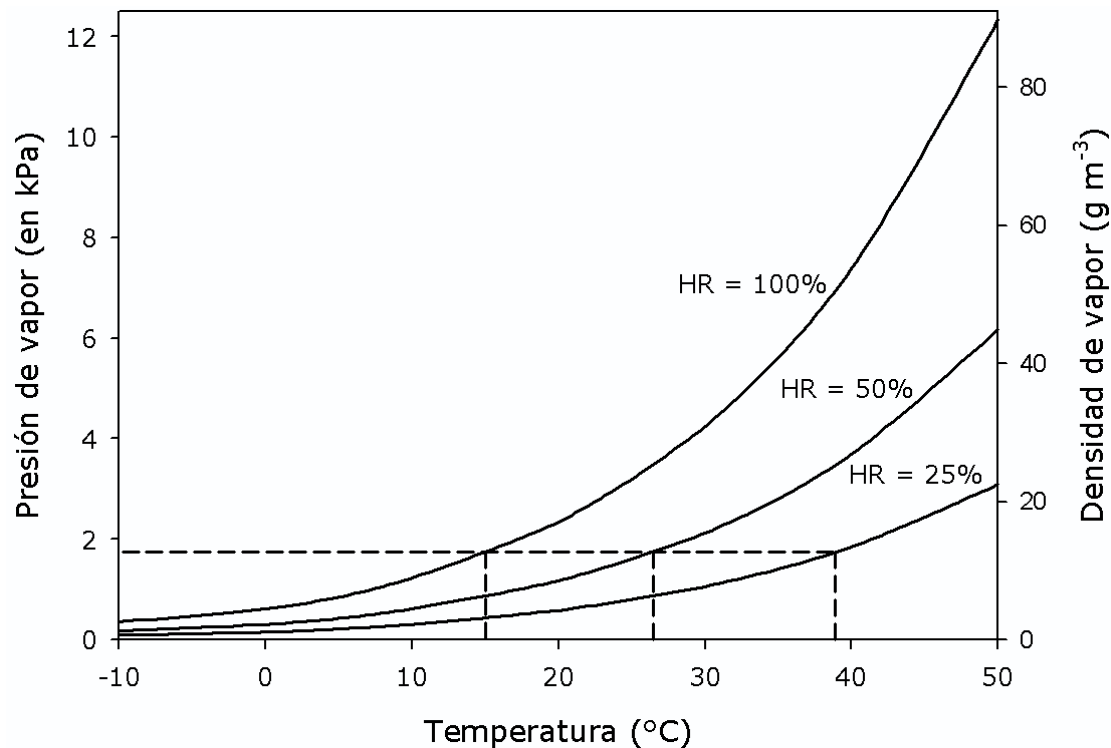


Fig. 12. Relación entre la humedad atmosférica (expresada tanto en términos de Presión de vapor como de Densidad de vapor) y la temperatura del aire en condiciones de aire saturado (HR = 100%) y HR del 50% y 25%. Las líneas discontinuas son un ejemplo que muestra que el aire con 100% de HR a 15°C, con una $p_0 = 1,704$ kPa, tiene la misma cantidad de humedad que el aire a 50% de HR y 26,5°C, y que el aire a 25% de HR y 38,9°C.

RESUMEN

El agua es el principal recurso limitante de la productividad vegetal. Las principales funciones del agua en las plantas son a) constituyente, b) solvente, c) reactante y d) mantención del turgor. La importancia del agua en los organismos vivos es el resultado de sus propiedades físico-químicas únicas, que resultan anómalas al contrastarlas con otros compuestos comunes. Casi todas las propiedades físicas del agua se deben a la existencia del puente de hidrógeno en el estado sólido y líquido. Entre las propiedades del agua destacan: a) el agua se encuentra líquida a temperatura

fisiológica mientras otras sustancias con peso molecular semejantes se encuentran como vapor; b) tiene el mayor calor específico que cualquier otra sustancia conocida, salvo por el amoníaco líquido; c) posee el mayor valor de calor latente de vaporización de las sustancias conocidas y un inusualmente alto calor latente de fusión; d) es transparente a la radiación visible y opaca en el infra-rojo; e) una molécula de agua se une fuertemente a otras moléculas de agua (cohesión) o a otras moléculas distintas (adhesión) gracias a los puentes de hidrógeno; f) tiene una alta densidad; g) posee una muy alta constante dieléctrica.

El agua se mueve en respuesta a gradientes de energía. La termodinámica nos permite definir la energía libre de Gibbs (la medida de la energía máxima disponible para convertirse en trabajo, a temperatura y presión constante). La energía libre reúne toda la energía disponible (i.e., la energía interna y el factor presión-volumen) en el sistema menos la que se perderá a consecuencia de la entropía.

Al estandarizar G por el peso molecular de la sustancia, independizándonos de la cantidad de sustancia considerada se obtiene el potencial químico. El potencial químico del agua (o potencial hídrico, Ψ) se define como el potencial químico del agua en un sistema o parte de un sistema comparado con el potencial químico del agua pura en condiciones estándar. Se entiende por condiciones estándar a una presión atmosférica, y a la misma temperatura y posición gravitacional (altura) que el sistema que se está comparando.

La difusión se define como el movimiento neto de moléculas de regiones de mayor energía libre hacia regiones de menor energía libre, hasta que se alcanza la condición de equilibrio. El agua se moverá en respuesta a gradientes de potencial hídrico, de una zona con mayor potencial hídrico a una zona con menor potencial hídrico. Los gradientes de Ψ pueden ser generados por gradientes de temperatura, presión, concentración e hidratación. La velocidad de difusión depende del gradiente de potencial químico o hídrico por unidad de distancia, la permeabilidad del medio, y la temperatura absoluta. Con fines prácticos, el potencial hídrico puede ser expresado como: $\Psi = \Psi_p + \Psi_s + \Psi_m + \Psi_g$, donde los componentes son: el potencial de presión (Ψ_p), el potencial osmótico (Ψ_s), el potencial mátrico (Ψ_m) y el potencial gravitacional (Ψ_g).

La ósmosis es un caso especial de difusión, donde gracias a la existencia de una membrana semipermeable se pueden expresar los gradientes de Ψ_s . Las células se comportan como sistemas osmóticos. En cada compartimiento del continuo suelo planta atmósfera pueden estar operando distintos componentes del potencial hídrico.

Preguntas y Problemas

- 1.- Explique las principales funciones del agua en los vegetales?
- 2.- ¿Cuáles son las principales propiedades del agua que explican su importancia en los organismos vivos?
- 3.- ¿Cómo se define la energía? ¿Qué modelos explican el concepto de energía?
- 4.- ¿Qué estudia la termodinámica?
- 5.- Defina los conceptos de energía interna, la entalpía y la entropía.
- 6.- ¿Qué es la energía libre de Gibbs?
- 7.- ¿Cuál es la relación entre energía libre de Gibbs y potencial hídrico?
- 8.- ¿De qué factores depende que ocurra difusión? ¿Qué factores explican la velocidad de difusión?
- 9.- Explique la diferencia entre la ley de Fick y la Ley de Poiseuille.
- 10.- ¿Qué significa el coeficiente de reflexión?
- 11.- ¿Qué describe el diagrama de Höffler?
- 12.- Describa en términos del potencial hídrico y sus componentes el flujo de agua en el continuo suelo planta atmósfera.

Lecturas Generales

- KRAMER PJ & JS BOYER. 1995. Water Relations of Plants and Soils. Academic Press, San Diego. 495 pp.
- LAMBERS H, CHAPIN III FS & PONS TL. 1998. Plant Physiological Ecology. Springer, New York. 540 pp.
- NOBEL PS. 1991. Physicochemical and Environmental Plant Physiology. Academic Press, San Diego. 635 pp.
- SALISBURY F & C ROSS. 1994. Fisiología Vegetal. Editorial Iberoamericana. México. 759 pp.

Literatura Citada

- TORRES R, FA SQUEO, C JORQUERA, E AGUIRRE & JR EHLERINGER. 2002. Evaluación de la capacidad estacional de utilizar eventos de precipitación en tres especies de arbustos nativos con distintos sistemas radiculares. Revista Chilena de Historia Natural 75: 737-749.
- SQUEO FA & JR EHLERINGER. 2004. Isótopos estables: una herramienta común para la ecofisiología vegetal y animal. En: Cabrera HM (ed) Fisiología Ecológica en Plantas: Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas: 59 - 80. Ediciones Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile.
- SQUEO FA, N OLIVARES, S OLIVARES, A POLLASTRI, E AGUIRRE, R ARAVENA, C JORQUERA & JR EHLERINGER. 1999. Grupos funcionales en arbustos desérticos definidos en base a las fuentes de agua utilizadas. Gayana Botánica 56: 1-15