

# EL SUELO

## Aspectos físicos

El suelo es el soporte natural de la planta y se constituye en un intermediario entre ella y los factores climáticos, de tal manera que:

Suelo =  $\int$ (clima, vegetación o factores bióticos, tiempo, material parental, topografía)

## Fracciones del suelo

### *Fracción sólida*

Constituyentes minerales o constituyentes mecánicos: arenas gruesas y finas, limos, arcillas, calcitas, óxidos de hierro provenientes de la alteración o degradación de la roca madre o por aportes humanos (arenas, cal agrícola, etc.).

Constituyentes orgánicos: materia orgánica constituida por desechos vegetales y humus proveniente de organismos, principalmente vegetales, producidos *in situ* o aportados por el hombre.

### *Fracción líquida o solución del suelo*

Agua en la cual se encuentran disueltas sustancias solubles provenientes de la alteración de las rocas, de la descomposición de la materia orgánica y de los aportes humanos (fertilizantes solubles).

### *Fracción gaseosa*

O atmósfera del suelo: tiene la misma composición del aire, aunque debido a la actividad microbiana especialmente en las horas de la noche, puede presentar una presión parcial de CO<sub>2</sub> más elevada que la del aire exterior.

### *Constituyentes minerales de la fracción sólida*

Representan más del 80% del suelo húmedo y se clasifican de acuerdo con el grosor (granulometría) y con su naturaleza química y mineralógica.

## Granulometría

Análisis mecánico o físico.

Clasificación de acuerdo con el grosor de las partículas y determinación del porcentaje de cada fracción

## Piedras y gravas

Son los componentes gruesos con diámetros mayores de 2 mm.

El resto de los componentes se clasifican, según Atterberg, así:

Componentes finos	Ø mm
Arenas gruesas	2 a 0.2
Arenas finas	0.2 a 0.02
Limos	0.02 a 0.002
Arcillas	< 0.002

En estas diversas fracciones de los componentes finos se pueden distinguir dos grupos de minerales:

**Minerales inalterados o incompletamente alterados.** Es decir, que tienen la misma composición que la roca madre de la cual provienen. Entre estos se encuentran las piedras, las gravas, las arenas y los limos. Se denominan genéricamente **componentes arenosos**.

**Minerales alterados.** Proviene de una modificación química de los compuestos de la roca madre y presentan al mismo tiempo disminución de tamaño. Las partículas minerales que resultan son tan finas que se presentan bajo la forma de una especie de pasta o cola que se denomina **arcilla**. A las sustancias que presentan un aspecto de pegante o de cola similar al de la arcilla se les da el nombre de **coloide** (del griego *kolla* = pegante y *eidōs* = en forma de). Estas sustancias tienen unas propiedades particulares de las cuales se tratará más adelante.

La arcilla no es el único coloide mineral del suelo y se encuentra frecuentemente mezclada con desechos muy finos de cuarzo (1 a 2  $\mu\text{m}$ ), sílice más o menos hidratado, óxidos de hierro y aluminio coloidales, y cristales de calcita muy finos (< 2  $\mu\text{m}$ ).

En conjunto constituyen los coloides minerales que el análisis granulométrico o mecánico del suelo clasifica en la fracción arcilla también denominada **complejo de alteración**.

Los componentes arenosos pueden ser silicosos, silicatados o calcáreos y provienen de la desagregación de las rocas. Están constituidos por fragmentos de roca (piedra o gravilla), o de minerales que constituyen esas rocas (arenas y limos).

**Componentes silicosos resistentes a la alteración.** Son granos de cuarzo liberados por la degradación de rocas cristalinas. Estos granos se encuentran tanto en las fracciones gruesas como en las finas y son prácticamente inalterables por medios químicos, por lo que no participan en los procesos nutricionales de las plantas.

Los suelos de características predominantemente silicosas son naturalmente pobres sin que esto signifique que sean infértiles, pero pueden desarrollar una buena fertilidad si se les suministra una fertilización orgánica apropiada.

**Componentes silicatados que pueden descomponerse lentamente.** Están formados por granos de mica, de feldespato, de anfíboles, de piroxenos y otros minerales liberados durante la degradación de las rocas cristalinas (granito, rocas volcánicas, micaschitas, etc.). Su alteración química es muy lenta pero continua y los iones liberados ( $K^+$ ,  $H_2PO_4^-$ ,  $Ca^{2+}$ ) contribuyen a la nutrición mineral de las plantas. La riqueza de ciertos suelos volcánicos puede ser explicada en parte por el mecanismo de disolución lenta. La fertilidad de ciertos valles y deltas de algunos ríos (valle del Cauca, valle del Magdalena medio e inferior, delta del Atrato), está ligada a la naturaleza basáltica de los limos erodados de las montañas volcánicas de las cordilleras colombianas.

La descomposición química es más eficaz a medida que disminuye el diámetro de las partículas, debido a que aumenta enormemente la superficie de contacto con los agentes de degradación como el agua.

**Componentes calcáreos.** Este término designa la fracción de componentes arenosos constituidos de carbonato de calcio ( $CaCO_3$ ).

Se debe distinguir entre:

- a) Los suelos formados sobre roca madre calcárea, en los cuales una parte importante de los componentes arenosos es calcárea.
- b) Los suelos formados sobre roca madre no calcárea (rocas cristalinas, por ejemplo), que están desprovistas a veces de materiales calcáreos a menos que el agricultor haya efectuado correcciones calcáreas a base de carbonatos.

Como consecuencia de lo anterior, la fracción calcárea no siempre se presenta en el suelo como constituyente. Sin embargo, prácticamente todos los suelos contienen calcio, aunque sea en poca concentración y normalmente fijado sobre la

arcilla en forma de  $\text{Ca}^{2+}$  o en la solución del suelo en forma de sales solubles de calcio. Se debe precisar, entonces, la diferencia entre los componentes calcáreos y el calcio.

La calcita, base de los componentes calcáreos, es una sal insoluble de calcio, el carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ) que puede ser disuelta lentamente bajo la acción del ácido carbónico generado por la disolución del  $\text{CO}_2$  en el agua, lo que produce su transformación en una sal soluble, el bicarbonato de calcio [ $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ ] del siguiente modo:



Así, la calcita desaparece lentamente del suelo, pero la solución del suelo y la arcilla retienen durante un buen tiempo el  $\text{Ca}^{2+}$  proveniente de la fracción calcárea.

### ***Las propiedades de los componentes arenosos dependen de su naturaleza y grosor***

El análisis granulométrico o mecánico tiene por objeto definir la textura del suelo, es decir, establecer la proporción de los diversos constituyentes y mediante esto, explicar las propiedades físicas que tienen que ver con el comportamiento del agua, de las raíces y de los instrumentos de cultivo. Estos componentes mecánicos influyen directamente sobre tales propiedades, dependiendo de su grosor y su naturaleza.

- 1) Las piedras disminuyen la capacidad nutritiva del suelo ya que reducen la proporción de componentes finos a disposición de las raíces. Cuando se presentan en abundancia favorecen el drenaje natural del suelo. La piedra y gravilla calcáreas son porosas y pueden retener un poco de agua.
- 2) Las arenas gruesas vuelven el suelo filtrante y liviano. Debido a su grosor y a los grandes espacios que separan sus componentes favorecen la penetración del agua y del aire volviendo el suelo más permeable. También favorecen los cambios de temperatura ya que el suelo se calienta más fácilmente cuando los espacios porosos son más grandes. El suelo no se aglomera, es ligero y de pronto acceso a las raíces, fácilmente cultivable pero muy susceptible a la erosión.
- 3) Las arenas finas tienen propiedades intermedias entre las arenas gruesas y los limos. Cuando los limos dominan en un suelo, debido a su finura y a los espacios pequeños entre los componentes, estos se separan y se presenta la tendencia a la formación de cáscaras y al quebramiento superficial bajo la influencia de la lluvia y el calor. En este caso se produce una retención superficial del agua que se opone a su penetración en profundidad; el suelo es impermeable en la superficie lo cual lo vuelve asfixiante para las raíces y la flora microbiana.

Según la proporción de cada componente (especialmente el porcentaje de arcilla, la riqueza del suelo en Ca y en materia orgánica), el suelo será más o menos permeable al agua y al aire, más o menos filtrante o más o menos pesado.

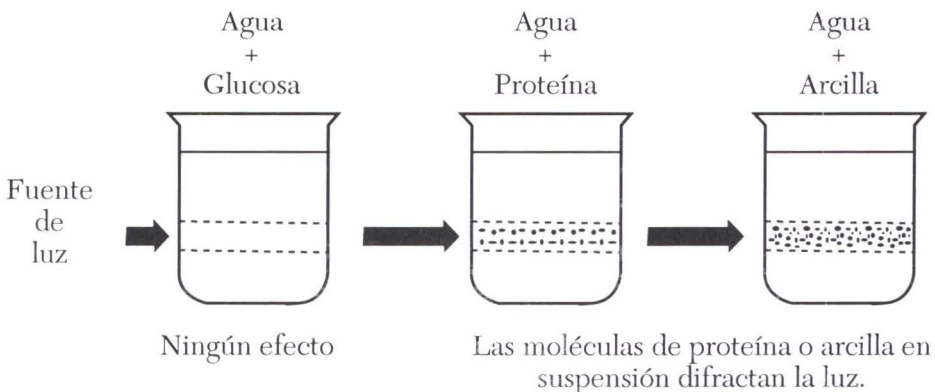
### La arcilla, coloide mineral

Los componentes arenosos del suelo están revestidos de una especie de cola que los reúne en pequeños agregados y que determinan la estructura del suelo, cuya forma y solidez dependen de la proporción de los componentes que lo constituyen y principalmente de la pasta que se denomina genéricamente **coloides del suelo**.

Entre estos coloides, algunos provienen de la alteración de la roca madre (coloides minerales), como en el caso de las arcillas. Otros se producen durante la descomposición de la materia orgánica o coloides orgánicos, como el **humus**. Dado que normalmente estos coloides se presentan mezclados pero tienen propiedades comunes, es posible presentar aquí algunas de sus características.

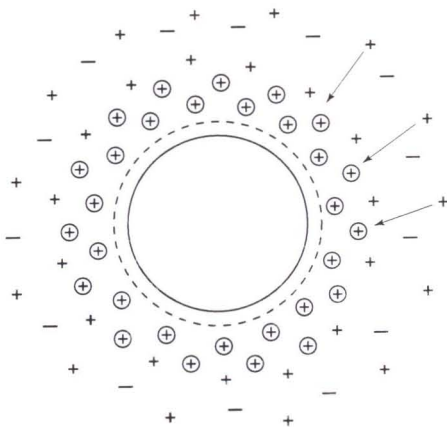
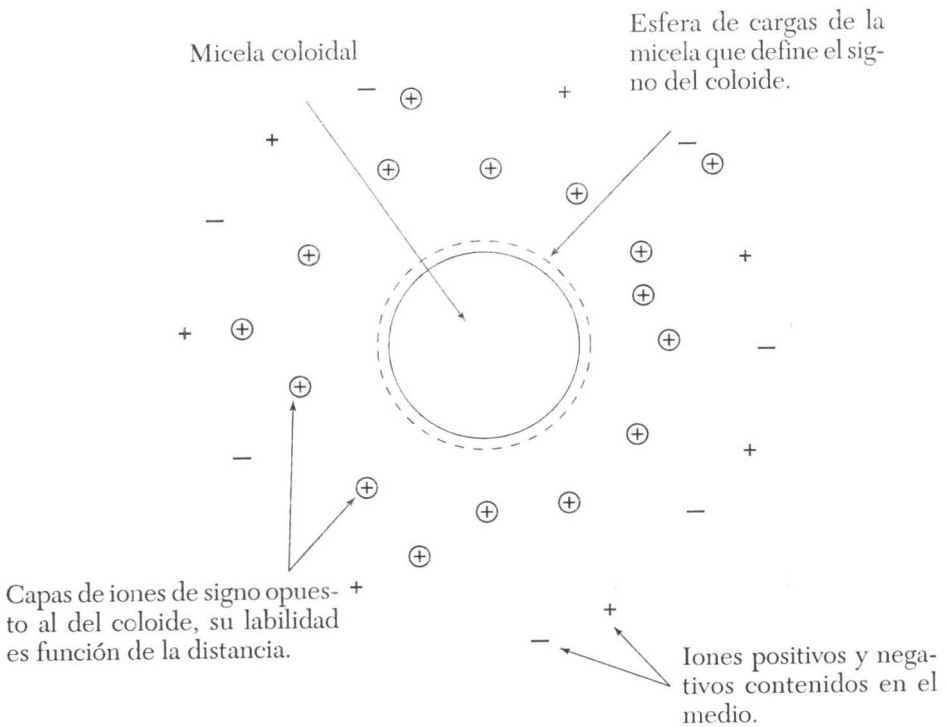
### Propiedades de los coloides

Un coloide es una suspensión de partículas diminutas de una sustancia (llamada fase dispersa) en otra fase (llamada fase continua) o medio de dispersión. A esta suspensión se la denomina **suspensión coloidal**. La diferencia entre solución verdadera y suspensión coloidal o falsa solución es que la verdadera no presenta el efecto Tyndall, consistente en la dispersión de un haz luminoso por las partículas coloidales de mucho mayor tamaño que los iones independientes que conforman una verdadera solución (Figura 2). Además, cuando el solvente de la solución verdadera se evapora, los cristales disueltos (sales y otros solutos) recobran bruscamente el estado sólido. Los coloides del suelo pasan por una serie de estados cuando se evapora el agua. Son fluidos en presencia de una buena cantidad de agua, pastosos en el barro y sólidos en la tierra seca.



**Figura 2** El efecto Tyndall pone en evidencia la presencia de micelas coloidales.

Los coloides pueden estar dispersos o floculados. Las micelas (o microcélulas) coloidales están rodeadas de una densa capa de cargas eléctricas del mismo signo: negativas para los coloides electronegativos (arcillas, humus, complejos Fe-Si) y positivas para los coloides electropositivos (óxidos de Fe, óxidos de Al) (Figura 3).



La floculación se produce cuando (en un coloide negativo) los iones positivos adsorbidos son rechazados por los iones positivos del líquido hacia las cargas negativas del coloide, que son neutralizadas.

La dispersión puede obtenerse de nuevo si los iones positivos se apartan de las cargas negativas del coloide; la floculación es reversible.

**Figura 3** Dispersión y floculación de las micelas coloidales en un medio líquido.

Esta densa capa está rodeada, hacia el exterior, de una nube cada vez más laxa de capas de signo contrario constituidas por iones adsorbidos o fijados por el coloide. Para la arcilla y el humus, coloides electronegativos, estos iones positivos pueden ser  $H^+$ , los cationes metálicos  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $K^+$  y  $Na^+$ , y el catión  $NH_4^+$ .

La floculación y la dispersión se explican así:

En el estado disperso la nube de iones que rodea las micelas (micela = micro-célula) está laxa o floja debido a que estos iones son poco numerosos. Todas las micelas cargadas negativamente se rechazan entre sí, ocupando todo el volumen del líquido sin depositarse.

Si se introduce en la suspensión coloidal un ácido que libera  $H^+$  o una sal de calcio que libera iones  $Ca^{2+}$ , los iones positivos rechazan hacia las micelas los iones positivos que las rodean, neutralizando las cargas negativas de las micelas que, entonces, pueden aglutinarse y depositarse (precipitarse): Esta es la **floculación**.

Estos dos estados pueden ser reversibles, ya que la arcilla puede ser dispersada de nuevo si pierde sus iones floculantes. En ciertos casos como en la fabricación de cerámica, la floculación de la arcilla se realiza por cocción y coagulación y es irreversible (Figura 4).

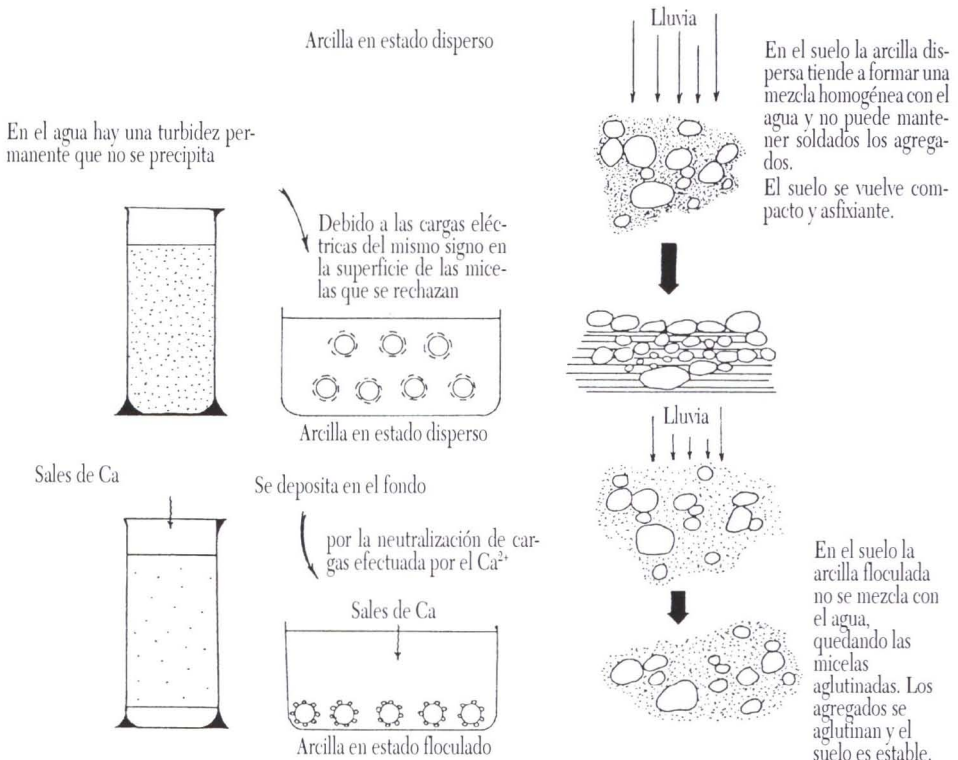
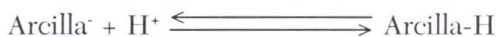


Figura 4 Los dos estados de la arcilla.

Este fenómeno es interesante desde el punto de vista de la nutrición mineral de las plantas. En síntesis, en estado disperso, la arcilla y el agua en mezcla homogénea no pueden separarse como en el caso del lodo. En el estado floculado, por el contrario, las micelas arcillosas se reagrupan, se aglutinan y se separan fácilmente del agua.

### Los iones floculantes y dispersantes

Los ácidos liberan iones  $H^+$  que provocan la floculación de los coloides, mientras que las bases liberan  $OH^-$  que causan su dispersión. Estos iones negativos alejan los cationes de las micelas que se rechazan de nuevo mutuamente. Se puede escribir entonces:



Los cationes monovalentes del suelo,  $Na^+$ ,  $K^+$  y  $NH_4^+$  y sobre todo el  $Na^+$ , están rodeados de una importante capa de agua, razón por la cual tienen un débil poder floculante sobre la arcilla y nulo sobre el humus. A causa del estado de hidratación la distancia entre las micelas aumenta.

Los cationes  $Ca^{2+}$  y  $Mg^{2+}$  son divalentes y están rodeados por una capa de agua más débil, sobre todo el  $Ca^{2+}$  mientras que el  $Mg^{2+}$  es mucho más hidratado. Estos cationes producen una fuerte floculación de las arcillas y una más lenta del humus. El humus es más difícil de flocular que las arcillas debido a que también sus micelas están rodeadas de una capa de agua más importante.

Los iones floculantes pueden ser:

- 1) El  $Ca^{2+}$ , suministrado por las sales cálcicas o por la cal agrícola utilizada en el encalamiento o correcciones calcáreas.
- 2) El  $Mg^{2+}$  asociado frecuentemente con el  $Ca^{2+}$  tiene un efecto análogo aunque menos enérgico. En un suelo deficiente en Ca, la predominancia del Mg es desfavorable para el estado de la arcilla pero el  $Ca^{2+}$  es casi siempre más abundante que el  $Mg^{2+}$ .
- 3) El  $Na^+$ . En presencia de agua, la arcilla sódica se disocia fuertemente, con lo cual el  $Na^+$  tiende a apartarse de las micelas de arcilla. El  $Na^+$  reacciona con el agua formando  $NaOH$ , el cual a su vez puede ser disociado fuertemente elevándose la concentración de  $OH^-$  y consecuentemente el medio se torna alcalino (pH 8.0 - 9.0) y la arcilla se dispersa según la siguiente reacción:



La única forma de mejorar estos suelos es eliminando el Na mediante, por ejemplo, un reemplazo por el  $Ca^{2+}$  aplicando yeso ( $CaSO_4$ ) o por drenaje. Ya que



en estas condiciones el Na tiene un poder dispersante sobre la arcilla, se debe evitar el empleo de fertilizantes sódicos como el nitrato de sodio en suelos arcillosos.

- 4) Aunque el  $K^+$  tiene un poder floculante tan débil como el del  $Na^+$ , su abundancia en un suelo pobre en  $Ca^{2+}$  dispersa la arcilla por las mismas razones que lo hace el  $Na^+$ .
- 5) Los iones  $H^+$  pudieran flocular la arcilla correctamente, pero en los suelos ácidos la humificación se hace más lenta y de mala calidad y por la falta de humus la floculación se hace insuficiente como para asegurar la estabilidad de los agregados terrosos. Por esta razón, se debe reemplazar el exceso de  $H^+$  por  $Ca^{2+}$  mediante la aplicación de cal.

## LAS ARCILLAS

### Origen

La fuente primaria de las arcillas se encuentra en la alteración de los minerales silicatados como los feldespatos, micas, anfíboles, piroxenos, etc. Por ejemplo, la ortosa, un feldespato, se descompone en una serie de etapas que se resume en la reacción global

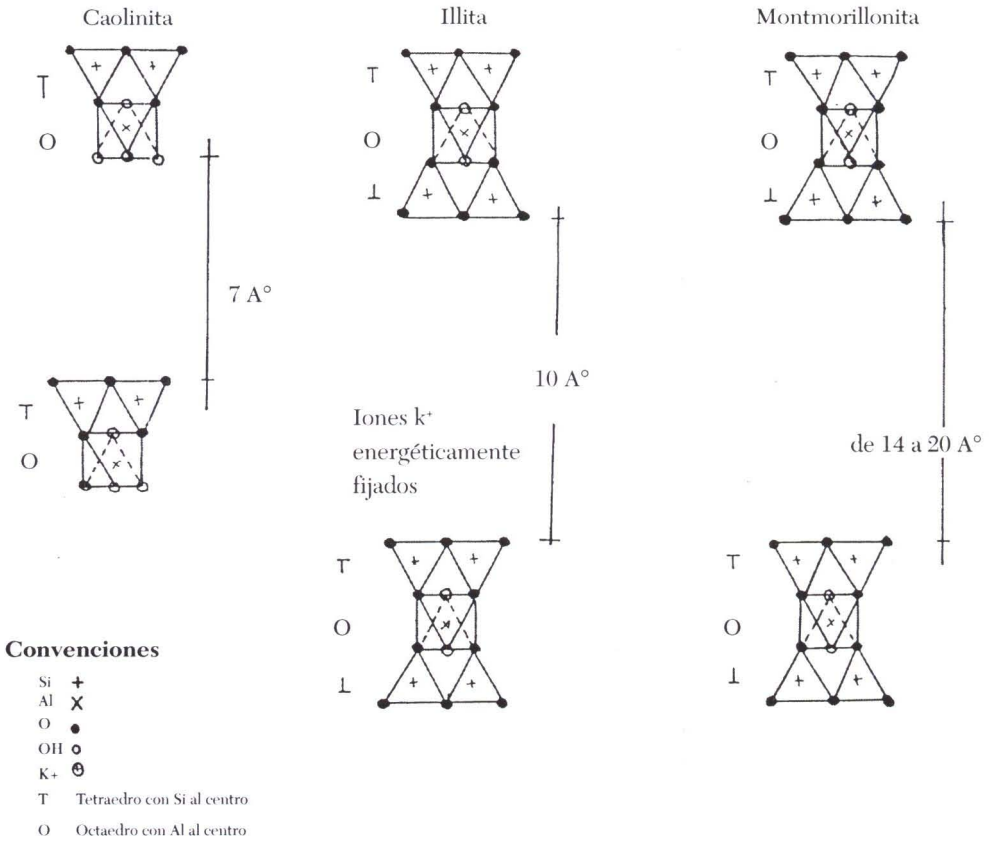


Esta reacción explica, entre otras cosas, la posibilidad de nutrición de las plantas a partir de la alteración de los minerales silicatados y muestra que los suelos originados en esas rocas son, con frecuencia, ricos en  $K^+$ .

### Constitución

La constitución química, el espesor y la distancia entre los finos cristales en hojuelas que la constituyen depende del tipo de arcilla y de su estado de hidratación.

Algunas laminillas están constituidas de sílice (átomos de Si rodeados de una capa de oxígeno) y otras de alúmina (átomos de Al rodeados de átomos de oxígeno y de grupos  $OH^-$ ). La disposición de estas laminillas y la distancia que las separa es lo que determina y caracteriza los tres grandes tipos de arcilla: la caolinita, la montmorillonita y la illita (Figura 5).

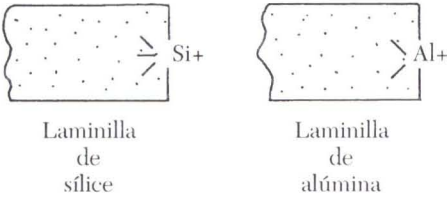


**Figura 5** Estructura de las arcillas.

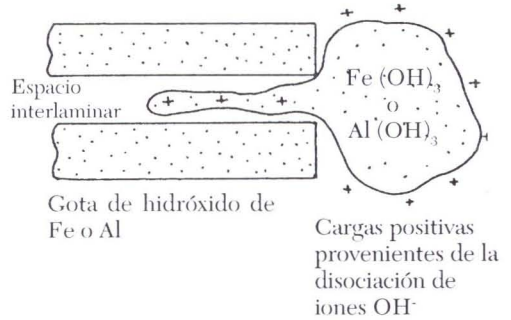
Las cargas negativas de la micela de arcilla tienen un doble origen:

- En las valencias no saturadas en la periferia de las micelas, tanto en las extremidades de las micelas (átomos de oxígeno) como en las superficies planas exteriores (grupos  $OH^-$  de las laminillas de la caolinita).
- Los átomos de Si y Al de las laminillas pueden ser reemplazados por átomos de valencia más débil. En una laminilla de sílice, los átomos de silicio de valencia elevada ( $Si^{4+}$ ) pueden ser reemplazados por átomos de Al de valencia más débil ( $Al^{3+}$ ), razón por la cual aparece una carga negativa no compensada de un átomo de oxígeno. En la misma forma, un átomo de  $Al^{3+}$  puede ser reemplazado por un átomo de  $Mg^{2+}$  que tiene una valencia menos elevada (Figura 6).

I. Ruptura de las laminillas poniendo al desnudo el Si o el Al.



II. Asociación de arcilla-óxidos de Fe o Al.

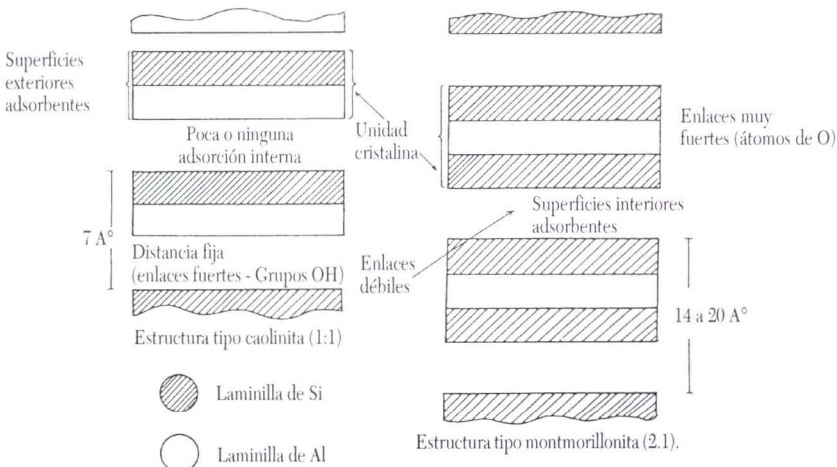


**Figura 6** Los dos orígenes de las cargas positivas de las micelas de arcilla.

La localización y abundancia de las cargas varían de una arcilla a otra. La caolinita no permite sustituciones y las cargas negativas no se presentan sino en los bordes de las laminillas y su capacidad de fijación es débil.

Por el contrario, la montmorillonita puede presentar sustituciones en la capa de aluminio y sus laminillas, ligadas débilmente, pueden apartarse entre 1.4 y 2.0 nm. Su capacidad de fijación y de intercambio es elevada (15 a 20 veces mayor que la de la caolinita). Los iones pueden fijarse tanto en las superficies exteriores de las laminillas como en las interiores.

La illita presenta la misma estructura que la caolinita pero debido a las sustituciones en las capas de sílice las laminillas están apretadas más fuertemente. Entre las laminillas se pueden fijar ciertos iones como el  $K^+$  que no pueden ser intercambiados y a los cuales se les llama iones retrogradados. Su capacidad de fijación no va más allá de dos veces la de la caolinita (Figura 7).



**Figura 7** Los dos tipos de disposición de las laminillas de la arcilla.

La superficie de fijación e intercambio de la arcilla se aumenta enormemente debido a la estructura en laminillas. Un gramo de montmorillonita presenta una superficie externa de fijación de  $80 \text{ m}^2$  y una superficie interna de fijación de alrededor de  $800 \text{ m}^2$ .

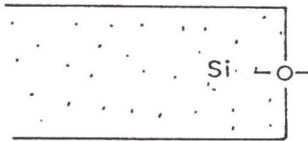
Ya que la arcilla de los suelos es realmente una mezcla de los tres tipos descritos, su capacidad de fijación y de intercambio depende de la proporción de cada uno de ellos.

La arcilla posee también cargas positivas, aunque mucho menos numerosas que las negativas. Estas cargas pueden aparecer sea en los puntos de ruptura de las laminillas si la ruptura pone al descubierto un átomo de Si o de Al en el cual una de las cargas positivas no se encuentra equilibrada por un átomo de oxígeno o un grupo OH o sea luego de la asociación entre la arcilla y los hidróxidos de Fe o de Al, coloides electropositivos que por disociación liberan iones OH<sup>-</sup>.

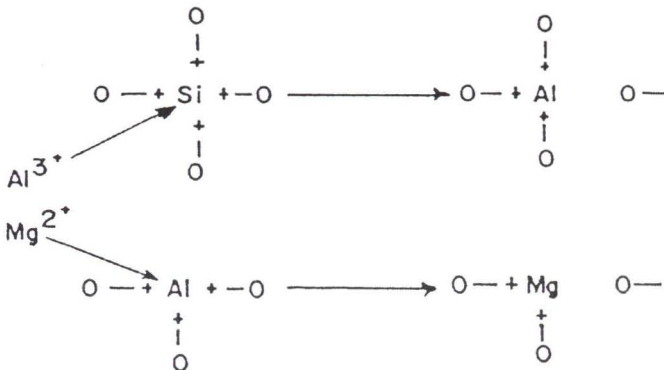
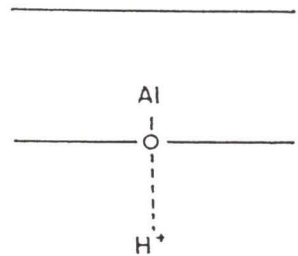
Estas características son muy importantes para explicar la fijación de los aniones, principalmente del ión  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  (Figura 8).

I. Valencias no satisfechas en la periferia de las micelas

a) En los puntos de ruptura de las laminillas



b) Sobre las laminillas externas de alúmina de la caolinita



II. Sustituciones de átomos en el interior de las laminillas

Figura 8 Los dos orígenes de las cargas negativas de las micelas de arcilla.

En general, las propiedades de la arcilla corresponden a las de los coloides electronegativos. La arcilla es hidrófila, es decir, tiene la aptitud de fijar el agua. Esta rodea las micelas y penetra entre las laminillas que se apartan más o menos de acuerdo con el tipo de arcilla. Las montmorillonitas son más susceptibles de hincharse que la illita y, sobre todo, que la caolinita. La aptitud de hidratarse trae como consecuencia tres propiedades de la arcilla:

- a) La plasticidad o aptitud para ser modelada.
- b) La adhesividad o facultad de pegarse a los objetos metálicos.
- c) La arcilla puede ser dispersada o floculada.

En el estado disperso, la arcilla forma, como se dijo anteriormente, una mezcla homogénea con el agua y por otro lado muestra una tendencia al hinchamiento. La arcilla dispersa tiende a llenar todos los espacios vacíos del suelo, alrededor de los componentes arenosos. Por este hecho, la arcilla dispersa pierde su capacidad para soldar sólidamente los agregados del suelo. La lluvia tenderá entonces a degradar la estructura de la superficie que se transforma en una capa continua con lo cual el suelo se vuelve compacto, asfixiante, desfavorable a la vida de las raíces y microbios y difícil de trabajar.

En el estado floculado la arcilla y el agua se separan fácilmente, aglutinándose y condensándose las micelas alrededor de los componentes arenosos que se encuentran de esta manera sildados en agregados sólidos. La estructura de la superficie resiste a la degradación por la lluvia y el suelo se mantiene permeable al agua y al aire, de tal manera que se facilita la vida de raíces y microbios, la arcilla es menos adhesiva y posibilita la labranza del suelo.

La finura y las propiedades coloidales de la arcilla le confieren un papel fisicoquímico importantísimo.

## **EL AGUA EN EL SUELO**

La propiedad más sobresaliente de la matriz sólida del suelo es su naturaleza fragmentada en partículas. El sistema poroso es un sistema continuo, geométricamente complejo que constituye entre el 30% y el 60% del volumen total dependiendo del tipo de suelo. En suelos saturados este volumen se encuentra lleno, mientras que en los suelos secos está sólo parcialmente ocupado.

En los suelos agrícolas promedio, cuando están a capacidad de campo, la fracción hídrica puede ocupar entre el 40% y el 60% del espacio poroso. El alto grado de continuidad de la lámina hídrica que llena los espacios libres del suelo es de enorme importancia para el movimiento del agua y de los nutrimentos hacia la raíz de la planta.

Las características básicas del suelo dependen principalmente de la composición mecánica, o sea de la cantidad relativa de los componentes del complejo, y de la distribución por tamaño de las partículas de la fracción mineral, de la estructura o modo como están organizadas esas partículas, de la clase de minerales arcillosos presentes y del tipo y cantidad de iones intercambiables adsorbidos a ellos, así como de la cantidad de materia orgánica (humus) incorporada a la fracción mineral.

La fracción arcillosa proporciona la mayor parte de la superficie interna del suelo [un gramo de arcilla de tamaño coloidal ( $0.1 \mu\text{m}$ ) proporciona una superficie total de  $60000 \text{ mm}^2$ , mientras que un gramo de arena de  $1 \text{ mm}^2$  presenta una superficie de  $6 \text{ mm}^2$ ]. Esta fracción controla las propiedades químicas y físicas más importantes del suelo.

- 1) Capacidad de intercambio catiónico
- 2) Textura o composición mecánica
- 3) Estructura y porosidad

La mezcla de las fracciones sólidas del suelo o de sus partículas fundamentales en gránulos, terrones, masas compactas, cáscaras, etc., es lo que se denomina estructura del suelo. En general se puede decir que la estructura aparece como resultado del encogimiento de los coloides bajo el efecto de la desecación que se produce progresivamente. Se pueden diferenciar:

1. Bloques gruesos que definen la superestructura
2. Agregados medios que definen la estructura
3. Asociaciones de partículas cada vez más finas que constituyen la microestructura.

La actividad biológica tiende a producir un efecto de granulación mediante la destrucción de las estructuras masivas y compactas, aglutinando los componentes pulverulentos. En estos casos se tiende a la granulación en grumos pequeños que se rodean de una red muy fina y densa de filamentos, o se revisten de sustancias mucilaginosas secretadas por las raíces de las plantas y finalmente de humus.

El grado de estructura presente en un suelo dado determina la cantidad y dimensiones de los poros, lo cual afecta la dinámica de las fracciones líquida y gaseosa del suelo. En general se define el **espacio poroso** como la fracción del volumen del suelo ocupada por los componentes líquido y gaseoso. Generalmente este espacio poroso representa más o menos un 50% del volumen total de un suelo cercano al ideal.

Existen dos clases principales de poros según sus dimensiones:

- Poros grandes no capilares
- Poros pequeños capilares

Mientras que los primeros no retienen el agua por capilaridad, los segundos sí efectúan fuertemente esta retención. En efecto, en un suelo saturado de agua, el conjunto de sus vacíos (**porosidad total**) está lleno de agua. Esta se escurre por gravedad de los espacios más grandes que entonces se llenan de aire (*fracción gaseosa*). Cuando el suelo cesa de escurrir, el conjunto de espacios llenos de aire constituyen la macroporosidad (no capilar). Los espacios más pequeños o capilares retienen aún el agua y su volumen representa la microporosidad o porosidad capilar.

### **Medida de la porosidad total**

Se seca un volumen conocido de suelo a 105°C hasta peso constante. Se determina la densidad aparente del suelo seco  $D'$  ( $D' = \text{masa en g} / \text{volumen en cm}^3$ ). Siendo la densidad real de los suelos ( $D$ ) más o menos constante (2.6 g / cm<sup>3</sup> con algunas desviaciones dependiendo de la riqueza en componentes calcáreos y materia orgánica del suelo) la porosidad total en porcentaje se puede expresar como:

$$\text{Porosidad} = [(D - D')/D] \times 100$$

La medida de la microporosidad o porosidad capilar es simple; es la masa de agua retenida por un volumen dado de suelo cuando ha llegado a peso constante, luego de escurrimiento gravitacional. La macroporosidad se deduce por diferencia. Esta medida es lo mismo que la humedad equivalente, pero asociada a un volumen definido de suelo.

Los valores de porosidad pueden variar de 20 a 30% en suelos de textura fina, hasta 70 y 80% en suelos ricos en calcio y humus y en suelos turbosos. La porosidad no solamente varía de un suelo a otro, sino que varía para un mismo suelo dependiendo principalmente del estado del complejo arcilla-humus. La microporosidad depende más de la textura que de la estructura y particularmente del contenido de humus capaz de retener el agua. La macroporosidad depende fundamentalmente de la estructura.

La interpretación del valor de porosidad del suelo no es suficiente para conocer su comportamiento en relación con el aire y el agua. En efecto, un horizonte puede tener una buena porosidad pero si está situado sobre un horizonte muy impermeable (*hard-pan*) o un suelo formado de motas compactas separadas por grandes fisuras, puede tener la misma porosidad que un suelo de estructura grumosa. Finalmente, la porosidad en un instante dado no es indicativo de la duración de ese estado ni de la estabilidad de esa estructura.

### **Retención de la humedad por el suelo**

Debido a su carácter granular y coloidal, el suelo es capaz de retener la humedad aportada por las lluvias y el riego. Esta propiedad es de la mayor importancia tanto para el proceso edafogénico como para la vida de las plantas. El comporta-

miento del agua en el suelo es considerado como el problema más importante entre los problemas físicos del suelo y tiene que ver con:

- 1) El mecanismo de retención del agua por los suelos y la expresión cuantitativa de las diferencias en comportamiento.
- 2) El movimiento del agua en los suelos, incluida la distribución del agua recibida por las lluvias y por el riego y los factores que afectan la pérdida por evaporación.

### ***El almacenamiento o retención del agua en los suelos***

El contenido hídrico de una muestra de suelo (100 g) se define como la cantidad de agua en gramos perdida después de secado a peso constante a 105°C. Aunque esta información es útil no dice nada sobre el agua que la planta puede aprovechar para su crecimiento. En efecto, una arena puede estar saturada con una cantidad de agua que en una arcilla podría ser deficiente para el crecimiento de las plantas. Esta diferencia se debe a los distintos modos como los suelos retienen el agua.

Si el agua es atraída por tensión o presión negativa de un suelo que no se encoge al ser puesto en secamiento, el aire debe reemplazar al agua en el espacio poroso. Como resultado se forman superficies de contacto aire-agua que se presentan en forma curva entre partículas contiguas del suelo. La tensión superficial que actúa sobre estas superficies curvas de contacto equilibra la tensión ejercida sobre el agua y constituye un mecanismo mediante el cual el agua es retenida en el suelo: la fuerza capilar.

Las columnas de agua formadas mediante este tipo de retención están descritas por:

$$h = 2 \sigma \cos\theta / \rho r g$$

donde

$h$  = altura de la columna

$\sigma$  = tensión superficial

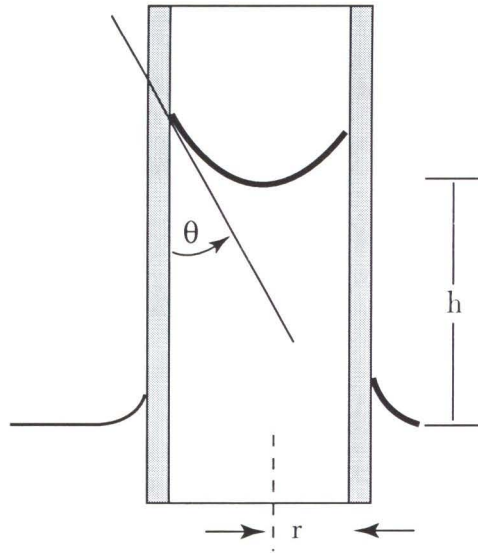
$\theta$  = ángulo de contacto

$\rho$  = densidad del agua

$r$  = radio del tubo capilar

$g$  = constante gravitatoria (Figura 9)





**Figura 9** Principio de la capilaridad.

La masa del agua retenida es:

$$M = \rho V = \rho \pi r^2 h$$

Si el suelo se contrae progresivamente a medida que el agua se retira, de modo que el aire no puede entrar en el espacio poroso, las partículas de suelo se unen más y más. Como estas partículas tienen una carga superficial negativa, se repelen unas a otras y al aproximarse las fuerzas de repulsión aumentan. El encogimiento y el correspondiente desarrollo de fuerzas repelentes equilibran la tensión o presión aplicada para quitar el agua y constituyen el segundo mecanismo principal mediante el cual el agua queda retenida en el suelo. Este mecanismo es conocido como *fuerzas de cuña*.

Un tercer mecanismo que incrementa la retención de agua en el suelo es la presencia de solutos osmóticamente activos, principalmente sales en la solución del suelo. Este proceso se asocia con el potencial osmótico del suelo o concentración osmótica.

Un cuarto mecanismo está asociado con la estructura de los coloides del suelo, especialmente con el humus, cuyas cargas negativas forman fuerzas de adsorción que la mantienen retenida en la superficie del complejo coloidal.

El agua total del suelo no tiene significado biológico *per se* ya que la misma cantidad de agua puede tener propiedades biológicas muy diferentes según la importancia de los enlaces que se fijan a otros componentes del suelo. Por ejemplo, en la arena las fuerzas de enlace son débiles y casi toda el agua está disponible para el vegetal mientras que en una arcilla sólo está disponible entre un 10 y un 20% del

agua. La arena parece húmeda, mientras que la arcilla aun con un 30 o 40% de agua puede aparecer relativamente seca y los vegetales no pueden subsistir allí. En síntesis, la naturaleza de los enlaces del agua en el suelo es de cuatro tipos:

- 1) Fuerzas osmóticas debidas a las atracciones ejercidas sobre la solución del suelo por los iones y otras partículas disueltas. En un suelo irrigado convenientemente y con una composición normal hasta magnitudes del orden de 0.1 a 2.0 atmósferas [ 0.1013 bar a 2.026 bar ó 0.01013 MPa a 0.2026 MPa (MPa = megapascuales) ], pero cuando el suelo se seca o es salino puede llegar hasta 10 (10.13 bar ó 1.01317 MPa) ó 20 atmósferas (21.28 bar ó 2.128 MPa).
- 2) Fuerzas capilares debidas a la tensión superficial
- 3) Fuerzas de adsorción que son muy importantes cuando el suelo es rico en coloides hidrófilos (**fuerzas de imbibición**), como en el caso de los suelos arcillosos y ricos en humus.
- 4) Fuerzas de cuña o fuerzas de repulsión que intervienen entre dos superficies opuestas de una película delgada que tienden a separarse la una de la otra. Son importantes en suelos secos y compactos (Figura 10).

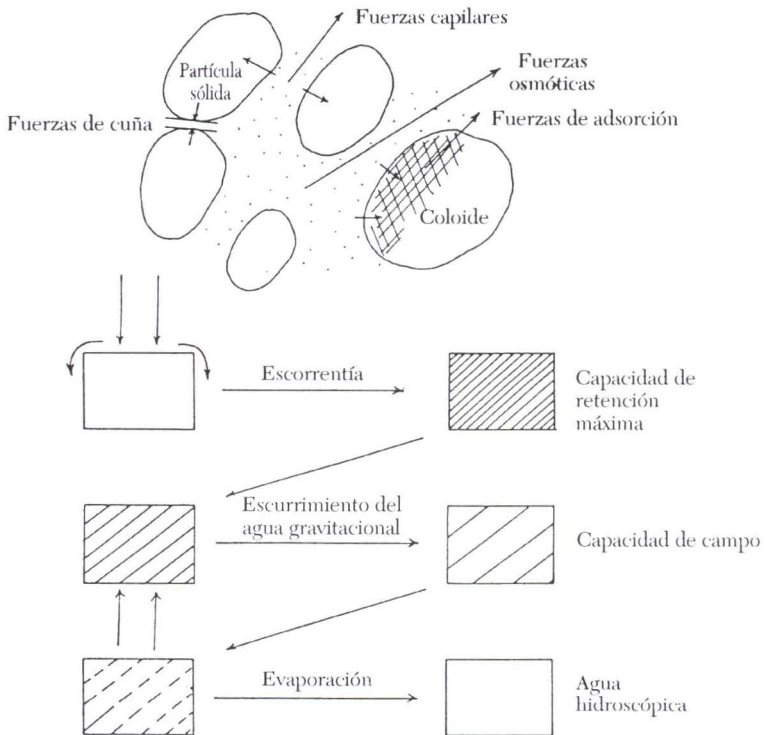


Figura 10 Naturaleza de los enlaces del agua en el suelo y sus diversas fracciones.

Salvo en los suelos salinos, la planta sobrepasa fácilmente las fuerzas osmóticas y capilares. Por el contrario, las fuerzas de cohesión inmovilizan casi totalmente el agua pero no tienen que ver sino con una fracción muy pequeña del agua del suelo. Lo anterior quiere decir que definitivamente es la mayor o menor cantidad de sustancias hidrófilas la que regula, en condiciones de igual humedad, la disponibilidad de agua para la planta.

## LA HUMEDAD DEL SUELO

### *El almacenamiento del agua en el suelo*

*Medida de la humedad del suelo.* Se toma un peso P de muestra de suelo (100 g) y se seca en una estufa a 105°C hasta peso constante, que se alcanza normalmente luego de 16 horas. Después de secado se pesa la muestra P' y por diferencia se conoce el porcentaje de humedad H:

$$H = \frac{P - P'}{P} \times 100$$

Este es el método más simple y más preciso pero el más demorado. Se utiliza también la sonda de neutrones que es más rápida pero tiene el inconveniente de usar material radiactivo. Ultimamente se está empleando la reflectometría de dominio temporal (time domain reflectometry o TDR) que ha mostrado ser un método bastante preciso y rápido aunque su costo es relativamente elevado.

Si se satura mediante inmersión la totalidad de los espacios vacíos (porosidad) del suelo contenido en un recipiente en el cual hay sembrada una planta, el agua del suelo puede encontrarse en tres estados:

- 1) El agua de saturación o de gravedad se escurre rápidamente al comienzo y después cada vez con mayor lentitud, dejando vacíos los espacios más grandes que se llenan de aire. Esta agua ocupa la macroporosidad del suelo. Cuando el agua cesa de escurrir el suelo alcanza la **capacidad de campo**, valor que traduce su capacidad de retención de agua. También se conoce como capacidad de retención en el terreno o capacidad de retención capilar.
- 2) El agua utilizable por la planta es la retenida por el suelo, sea en los capilares o como películas lo suficientemente gruesas alrededor de los componentes sólidos que van surtiendo a la planta a medida que la tasa de humedad del suelo se reduce. Después de un tiempo la planta sufre sequía y se marchita. Sin embargo, si se mide la humedad del suelo se observa que aún contiene agua.

- 3) El agua inutilizable es aquella que retiene el suelo con tal fuerza que la succión generada por el gradiente de potencial que se establece entre el suelo y la raíz ( $\cong 16$  atmósferas ó  $\cong 16.208$  bar ó  $\cong 1.62$  MPa) no puede extraerla. Esto es, la planta no tiene acceso a la película hídrica.

**Fuerzas que modifican la disponibilidad del agua en el suelo.** El comportamiento del agua en los suelos y su accesibilidad a las plantas han sido unificados en un concepto energético simple que considera la cadena suelo-planta-atmósfera como un continuo. Se utiliza el concepto energético de agua del suelo para explicar el por qué el agua entra y se mueve en él, y es absorbida y transportada en las plantas para luego ser transpirada a la atmósfera. Estos fenómenos están relacionados con intercambios energéticos. Como la utilización de estos conceptos tiene que ver con el problema del movimiento del agua en el suelo, es necesario discriminar los tipos de movimiento que sufre el líquido en este medio y su relación con las fuerzas mencionadas anteriormente.

**Los movimientos del agua en el suelo.** El agua que llega al suelo por la lluvia o la irrigación o por ascenso a partir de una capa freática, es objeto de varios movimientos:

- 1) Los movimientos de infiltración bajo el efecto de la gravedad denominados genéricamente **percolación o drenaje**. Se trata de movimientos descendentes o laterales.
- 2) Movimientos de **difusión capilar** no ligados a la gravedad sino, sobre todo, a diferencias de humedad entre dos puntos del suelo. Estos movimientos se pueden efectuar en todos los sentidos.

La percolación o descenso del agua por gravedad, presenta algunas características importantes:

- 1) La **permeabilidad** o velocidad de percolación que depende de la textura, pero principalmente de la estructura. La permeabilidad de un suelo es mayor a medida que su macroporosidad es mayor. Cuando el suelo está formado por componentes redondeados y de la misma talla es más permeable. Si los suelos están formados por componentes de tamaños diferentes, imbricados los unos sobre los otros, son más impermeables.

Los suelos permeables son:

- a) Suelos de estructura gruesa donde dominan las arenas y gravillas pero revestidas de coloides. Se trata de suelos filtrantes.
- b) Suelos de textura fina pero estructura fragmentada. Esta estructura, posible gracias a una suficiente cantidad de arcilla, debe ser estabilizada por una cantidad suficiente de humus y Ca. Cuando estos faltan, luego de una infiltración rápida de las primeras lluvias, los coloides se dispersan y se frena la percolación.

c) Suelos humíferos luego de un período seco. La rehidratación lenta del humus que es una sustancia poco mojable explica su excelente permeabilidad. En el estado húmedo, los humus se hinchan y retienen mucha agua, lo cual reduce la permeabilidad.

La permeabilidad se expresa como la cantidad de agua que atraviesa el suelo por percolación y se mide mediante la ley de D'Arcy

$$Q = k \frac{H}{L} S$$

donde

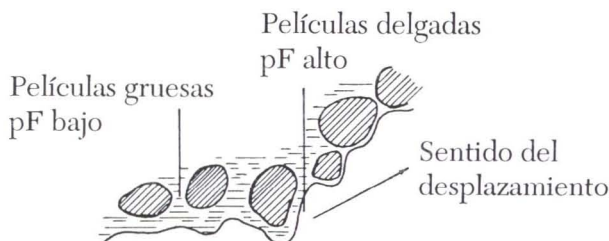
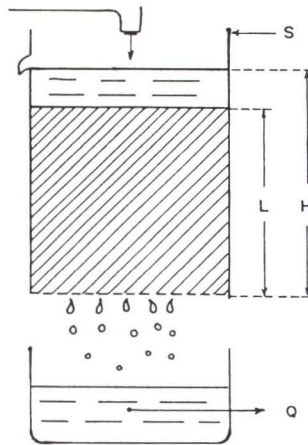
Q = flujo (ml/s) o volumen por unidad de tiempo

K = coeficiente de infiltración (cm/s)

H = altura de la columna de suelo + la columna de agua

L = altura de la columna de suelo

S = sección del tubo que contiene la muestra (Figura 11).



**Figura 11** Desplazamiento del agua en el suelo, en función del pF.

Los suelos impermeables son:

- a) Suelos de textura fina, ricos en limos pero pobres en arcilla y humus. A falta de coloides los componentes más finos se apisonan y, bajo el efecto de las lluvias, el suelo se vuelve como concreto en la superficie. El mismo fenómeno se produce cuando se asocian arenas de diferentes diámetros ya que las más finas obstruyen el paso entre las más gruesas.
- b) Los suelos donde domina la arcilla, sobre todo en ausencia de Ca y humus. Estos suelos tienen frecuentemente una estructura continua y su impermeabilidad puede ser mejorada con la aplicación de Ca y humus y mediante técnicas apropiadas de trabajo del suelo.
- c) Los suelos que reposan sobre un horizonte impermeable, sin el cual la permeabilidad sería buena. Cuando el drenaje es posible permite evitar las complicaciones de este tipo de impermeabilidad. En el caso del arroz de riego, esta condición no se considera como negativa ya que evita la pérdida de agua por percolación.

2) La **difusión capilar** o desplazamiento del agua de retención

Este tipo de movimiento se explica como una expresión del funcionamiento de leyes físicas que tienen que ver con los intercambios energéticos y que están formuladas clásicamente en la termodinámica de sistemas cerrados.

## LAS LEYES DE LA TERMODINÁMICA

La termodinámica es la ciencia del calor y la temperatura y, en particular, de las leyes que gobiernan la conversión del calor en energía mecánica, eléctrica y otras formas de ella. Es una rama de la ciencia con importantes aplicaciones en química, biología e ingeniería. Es una disciplina completamente lógica que puede ser aplicada sin un aparato matemático sofisticado. Las leyes de la termodinámica permiten predecir si un intercambio energético determinado se puede llevar a cabo y qué rendimiento puede obtenerse. Es una rama macroscópica de la física que tiene que ver con cantidades tales como presión, temperatura y volumen. Un aspecto negativo es que debido a su naturaleza la termodinámica no suministra una interpretación molecular de los fenómenos complejos. Por otro lado, la termodinámica predice la dirección del cambio pero no la velocidad a la cual se produce el proceso.

### *Trabajo y calor*

En mecánica clásica el trabajo se define como el producto de la fuerza aplicada en una distancia determinada

$$W = F \times S$$

En termodinámica, el trabajo se convierte en un concepto más sutil, con una acepción más amplia que permite, sobre la base de la cinética de los gases, establecer un equivalente mecánico del calor

$$1 \text{ cal} = 4.184 \text{ J}$$

donde  $J = \text{joule}$

$$J = \text{N} \cdot \text{m} = \text{newton} \times \text{metro.}$$

Como  $\text{N} = \text{kg} \cdot \text{m} \cdot \text{s}^{-2}$

entonces

$$J = \text{m}^2 \cdot \text{kg} \cdot \text{s}^{-2}$$

### **Primera ley de la termodinámica, o ley de la conservación de la energía**

Dado que el calor y el trabajo no son funciones de estado no tiene sentido preguntar cuánto calor o cuánto trabajo posee un sistema.

Por otro lado, la energía interna de un sistema es una función de estado ya que depende sólo de las coordenadas termodinámicas del estado del sistema tales como temperatura, presión y composición. El adjetivo *interna* implica que se pueden asociar otras clases de energía al sistema. Por ejemplo, el sistema entero puede estar en movimiento y por lo tanto posee una energía cinética (EC). El sistema también posee energía potencial (EP) de tal manera que la energía total del sistema está dada por

$$E_{\text{total}} = \text{EC} + \text{EP} + U$$

donde  $U$  es la energía interna del sistema conformada por la energía molecular translacional, rotacional y vibracional, energía electrónica y energía nuclear. La mayoría de los sistemas a considerar están en reposo y los campos eléctricos y magnéticos no están presentes de tal forma que  $\text{EC} + \text{EP} = 0$ , con lo cual la energía total del sistema es igual a la energía interna ( $E_{\text{total}} = U$ ).

El valor total de  $U$  no es calculable con precisión, de tal manera que lo que en realidad interesa son los métodos para medir el cambio en  $U$  durante el proceso ( $\Delta U$ ). La energía difiere del trabajo y del calor en que ella siempre cambia en la misma cantidad cuando va de un estado a otro, sin que se tenga en consideración la naturaleza de la ruta. Cuando se suministra calor y se realiza un trabajo sobre un sistema, su energía interna ( $U$ ) cambia en una cantidad  $\Delta U$ . Si se utiliza el símbolo  $Q$  para el calor suministrado al sistema y  $W$  para el trabajo realizado sobre el sistema, se cumple la igualdad

$$\Delta U = Q + W$$

que se postula como la primera ley de la termodinámica.

O para un cambio infinitesimal

$$dU = dQ + dW$$

En otras palabras, el aumento en energía interna de un sistema es la suma del calor absorbido por el sistema a partir del ambiente más el trabajo efectuado por el sistema sobre el ambiente. Traducido a palabras más sencillas, el primer principio de la termodinámica postula que la energía total de un sistema cerrado es constante, o que la energía no se crea ni se destruye sino que se transforma.

### **Segunda ley de la Termodinámica o ley de la tendencia a la homogeneidad estadística**

Esta ley es la que interesa desde el punto de vista de la descripción de los fenómenos que tienen que ver con el movimiento del agua en el continuo suelo-planta-atmósfera.

El segundo principio de la termodinámica, o principio de Carnot-Clausius, da cuenta del hecho bien conocido de que todo cambio espontáneo de un sistema, sin intervención de una acción exterior, se hace en un sentido definido tendiente hacia un estado de equilibrio que es función de las condiciones impuestas al sistema. Por ejemplo, los cuerpos calientes ceden calor a los cuerpos fríos, un gas pierde «rigidez» cuando se aumenta el volumen al cual es accesible, la difusión de una sustancia disuelta se hace de las regiones de mayor concentración a las de menor concentración. De hecho, este tipo de situación implica la postulación de dos puntos en el sistema, diferenciados por sus características energéticas (ya sea como energía o como alguna de sus expresiones como la concentración). Lo anterior trae como consecuencia el establecimiento de un gradiente de potencial energético entre los dos puntos considerados, gradiente que posibilita el intercambio entre ellos de tal modo que las condiciones se modifican con una tendencia al equilibrio. Esta situación está descrita por el concepto de energía libre de Gibbs y se expresa como

$$G = H - TS$$

donde

G = energía libre de Gibbs o sea la forma de energía susceptible de efectuar un trabajo mecánico

H = función entalpía o energía interna (U) del sistema considerado

S = función entropía

La entalpía (H) de un sistema se relaciona con su energía interna a través de la expresión

$$H = U + pV$$



donde  $p$  es la presión y  $V$  el volumen del sistema considerado. La función entalpía también se conoce como «contenido de calor» o «calor interno» del sistema.

La entropía (del griego *entropos* = retorno, giro) es una magnitud física que multiplicada por la temperatura absoluta de un sistema da la energía degradada, o sea aquella que no es capaz de realizar un trabajo si no entra en contacto con un sistema de menor temperatura. También se la define como la medida del desorden de un sistema.

A temperatura constante el intercambio entre los dos puntos considerados del sistema está descrito por

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S$$

O por

$$\Delta H = \Delta G + T\Delta S$$

que puede leerse como

*El cambio de entalpía (o energía interna del sistema) es el resultado de la suma algebraica del cambio de la energía capaz de realizar un trabajo en el sistema más el cambio en la energía degradada que a su vez está modificado por la temperatura absoluta del sistema.*

De otro modo, se constata que la variación en entalpía conlleva una parte que es transformable íntegramente en trabajo ( $\Delta G$  o energía utilizable) y una parte que se traduce obligatoriamente por un intercambio de calor (energía degradada) y que corresponde a una variación en desorden del sistema ( $T\Delta S$ ).

También se puede razonar subrayando que  $T\Delta S$  es la cantidad de energía que se cambia inevitablemente a forma de calor en un proceso espontáneo en tal sistema. Como consecuencia de las analogías que presenta  $G$  con otras magnitudes físicas, se le designa con el nombre de potencial termodinámico, y al cambio sufrido por su magnitud entre dos puntos de un sistema como diferencia de potencial termodinámico, diferencia que posibilita la formación de un gradiente y el paso espontáneo del estado energético del  $E_1$  al estado energético  $E_2$  del sistema.

Un ejemplo de lo anterior es el paso espontáneo del calor de un sistema a alta temperatura (elevado potencial energético) hacia otro sistema de temperatura menor (menor potencial energético). Este paso tiene como consecuencia el aumento del desorden estadístico o aumento de la homogeneidad del sistema. Así, si la transferencia de calor se efectúa entre dos gases, se tiene inicialmente una separación entre las moléculas gaseosas muy agitadas a altas temperaturas y las menos agitadas o que están a temperatura más baja. Una vez se alcanza el equilibrio ( $\Delta G = 0$ ) esta distinción ya no existe y la energía se distribuye igualmente entre las moléculas (homogeneidad estadística). En general, las reacciones espontáneas tienden hacia un estado de mayor desorden, de tal modo que el estado

final tiene una probabilidad de existencia mayor que el estado inicial y el cambio es acompañado por un aumento en la entropía ( $\Delta S > 0$ ).

Siguiendo lo expuesto anteriormente se puede afirmar que el agua se mueve espontáneamente, de un lugar en donde su potencial químico (potencial hídrico) es mayor, hacia un sitio donde tal potencial es menor, si no existe obstáculo y si la velocidad no es una exigencia del fenómeno.

## EL FLUJO EN MASA

Como se ha dicho antes, en un sistema físico en desequilibrio las sustancias se mueven espontáneamente y se aumenta el desorden del sistema o entropía. El agua fluye a lo largo de las pendientes bajo la influencia de la gravedad y durante el proceso la energía potencial se convierte en energía cinética que se disipa como calor. En tal movimiento, se transportan al mismo tiempo sustancias disueltas y partículas en suspensión en lo que se llama **flujo en masa** (Figura 12).

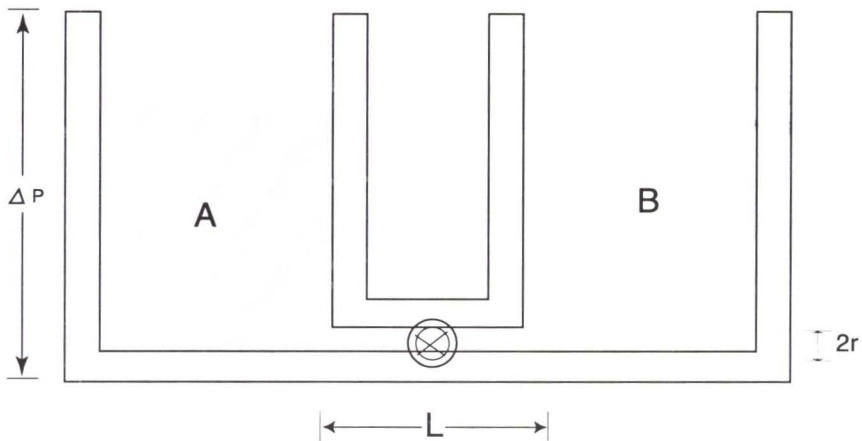


Figura 12 Flujo en masa.

Si un recipiente A que contiene agua se conecta con otro recipiente B vacío mediante un tubo, el agua fluirá desde A hacia B hasta cuando el nivel de los dos recipientes sea el mismo. La tasa de flujo volumétrica  $dV/dt$  depende de la diferencia en presión hidrostática ( $\Delta P$ ) y de la resistencia  $R$  ofrecida por el tubo que conecta los recipientes así:

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\Delta P}{R}$$

Esta relación es similar a la que existe entre la intensidad de la corriente, la diferencia de potencial  $V$  y la resistencia  $\Omega$  en un circuito eléctrico

$$I = \frac{V}{\Omega}$$

En el ejemplo anterior, la resistencia  $R$  depende de la longitud del tubo de conexión  $L$ , del radio  $r$  y de la viscosidad del agua  $\eta$ . En tubos delgados y para tasas de flujo relativamente bajas

$$R = 8\eta L / \pi r^4$$

$$dV/dt = \Delta P / R$$

$$\text{Entonces } dV/dt = \Delta P / (8\eta L / \pi r^4)$$

Y consecuentemente

$$dV/dt = \Delta P r^4 / 8\eta L$$

Ecuación que se conoce como Ecuación o ley de Poiseuille.

## Flujo laminar

En el llamado **flujo laminar**, que obedece a la ecuación de Poiseuille, en realidad el líquido se mantiene estacionario cerca de la pared del tubo y la velocidad de flujo de la solución aumenta parabólicamente hasta un valor máximo en el centro del tubo. El cálculo a partir de la ecuación arroja una tasa media promediada sobre el área de la sección completa. La tasa de flujo lineal de la solución en este sistema es:

$$dL/dt = \Delta P r^2 / 8\eta L$$

Con el incremento en el movimiento del agua, sucede una transición entre los flujos laminar y turbulento por lo cual ya no se puede aplicar la ecuación de Poiseuille.

A medida que el agua se mueve de A hacia B,  $P$  disminuye hasta que llega a cero con lo cual cesa el flujo. Para obtener una transferencia de agua desde A hasta B se debe aplicar una presión positiva al agua de A o mediante una presión negativa (succión) al líquido en B.

## La difusión

En comparación con el flujo en masa, la difusión implica el movimiento aleatorio espontáneo de las partículas individuales. La difusión neta de agua y sustancias disueltas sucede cuando hay una diferencia en contenido energético (diferencia en potencial químico) entre los componentes de dos partes del sistema.

*Una sustancia que está concentrada en un lugar tiene un potencial químico más elevado y se difunde hacia una región donde la concentración o actividad química o potencial químico es menor.*

La tasa de difusión neta de la sustancia puede ser calculada a partir de la ecuación de Fick

$$\frac{dn}{dt} = -D \frac{dc}{dx} A$$

donde  $dn$  es el número de moléculas que pasan en el tiempo  $dt$  a través de un área  $A$ .  $dc$  es la diferencia de potencial químico o concentración en una distancia  $dx$ .  $D$  es el coeficiente de difusión que varía con la sustancia y es afectado por la temperatura y la concentración. El signo negativo es una convención para indicar que el movimiento se efectúa desde la concentración mayor hacia la menor.

### Potencial químico del agua

El potencial químico de una sustancia considerada en un sistema es la medida de su capacidad para efectuar un trabajo. En general se puede definir como la energía libre parcial molar de Gibbs.

$$G = \int dG = \int \sum \mu_j dn_j = \int \sum \mu_j n_j d\alpha = \sum \mu_j n_j \int d\alpha = \sum \mu_j n_j$$

siendo  $\mu_j$  = cambio en  $G$  por cada uno de los cambios en estado molecular  $n_j$ .

Como

$$\mu_j = \left(\frac{\partial G}{\partial n_j}\right)_{\mu_i, n_i}$$

∴

$$= \left(\frac{\partial G}{\partial n_j}\right)_{T, P, E, h, n_i}$$

∴

después de tratamiento matemático se puede expresar como

$$\mu_j \text{ líquido} = \mu_j^* + RT \ln a_j + V_j P + Z_j F E + m_j g h$$

donde  $Z_j F E$  = contribución eléctrica

$m_j g h$  = contribución gravitatoria

$VP$  = es el efecto de la presión sobre el potencial químico

Ya que todas las mediciones se hacen en un sistema sujeto a la presión atmosférica, el valor de  $VP$  es cero debido a que la presión es constante. La contribución gravitatoria en condiciones de capacidad de campo tiende a ser cero, por lo tanto el término  $m_j g h$  tiende a ser nulo.

El término  $Z_j F E$  también es nulo ya que el agua es eléctricamente neutra, por lo tanto

$$\mu_j = \mu_j^* + RT \ln a_j$$

donde  $\mu_j$  y  $\mu_j^*$  son los potenciales en los diferentes puntos del sistema

$R$  = constante de los gases

$T$  = temperatura absoluta

$a_j$  = actividad química del soluto considerado o de la especie considerada o, para el caso, actividad química del agua.

En general, la actividad debe ser entendida en el sentido de concentración corregida. Para el efecto de las consideraciones termodinámicas generales la influencia de la cantidad de una sustancia  $j$  sobre su potencial químico no debe ser trabajada en términos de concentración sino de actividad química  $a_j$  de esa sustancia.

La actividad química  $a_j$  de la sustancia  $j$  se relaciona con la concentración mediante el coeficiente de actividad  $\gamma_j$ :

$$a_j = \gamma_j C_j$$

El coeficiente de actividad es menor que la unidad, lo que trae como consecuencia que la concentración termodinámicamente efectiva o actividad de la sustancia es, en general, menor que su concentración real.

Para un soluto ideal (agua pura)  $\gamma_j$  es 1 y entonces la actividad iguala a la concentración. Esta condición puede ser aproximada también para solutos reales en ciertas soluciones acuosas, especialmente para sustancias neutras.

En el caso de una solución, la actividad del solvente puede ser definida de manera diferente de la del soluto.

$a_j$  del solvente (agua pura) se define como  $\gamma_j N_j$

$$a_j = \gamma_j N_j$$

donde  $N_j$  es la fracción molar del solvente. Un solvente ideal (agua pura) tiene un coeficiente de actividad del solvente igual a 1; de igual forma la solución ideal (agua pura) tiene un coeficiente de actividad equivalente a la unidad. En la expresión:

$$\mu_j = \mu_j^* + RT \ln a_j$$

se puede notar, en consecuencia, que entre mayor sea la actividad (concentración de  $j$ ), mayor será su potencial químico. El factor  $RT$  que multiplica a  $\ln a_j$  en la ecuación suministra al término  $a_j$  las unidades de energía por mole.

Puesto de otra forma, si se tiene una disolución simple de un no electrolito en agua, el potencial químico del agua dependerá de la energía libre promedio por molécula y de la concentración en moléculas de agua, o sea de la fracción molar del agua.

El efecto de la presencia del soluto sobre la variación del potencial químico del agua en la solución, en relación con el agua pura, es:

$$\mu_w = \mu_w^o + RT \ln N_w$$

donde

$\mu_w$  = potencial químico del agua en la solución

$\mu_w^o$  = potencial químico del agua pura

El potencial  $\mu$  se mide en ergios/mole

$N_w$  = fracción molar del agua

En el caso de soluciones iónicas, la fracción molar es reemplazada por la actividad del agua  $a_w$  y, en casos generales, en presencia de soluciones complejas,  $N_w$  puede ser reemplazada por la presión relativa del vapor  $e/e^o$ .

En efecto, como la adición de solutos al agua da como resultado su dilución, esto causa una disminución en la presión de vapor, como lo muestra la ley de Raoult. Esta ley dice que la presión de vapor del solvente en el equilibrio en una solución diluída es proporcional a la fracción molar del solvente en la solución

$$e = e^o \frac{N_w}{N_w + N_s}$$

donde

$e$  = presión de vapor de la solución

$e^o$  = presión de vapor del solvente puro

$N_w$  = número de moles del solvente

$N_s$  = número de moles del soluto

Con lo cual

$$\mu_w = \mu_w^o + RT \ln N_w$$

puede escribirse

$$\mu_w = \mu_w^o + RT \ln e / e^o$$

Cuando la presión de vapor del agua en el sistema en discusión es la misma que la del agua pura libre, entonces  $\ln e / e^o$  es cero.

*Así se puede definir el potencial del agua pura como 0 (cero). Dicho de otro modo, el intercambio energético entre dos sitios de un sistema con sólo agua pura es nulo.*

Cuando la presión de vapor del sistema es menor que la del agua pura,  $\ln e / e^0$  es un número negativo, con lo cual el potencial del sistema es menor que el potencial del agua pura y se expresa negativamente.

Se tiene entonces que

$$\mu_w = \mu_w^0 + RT \ln e / e^0$$

donde

$\mu_w$  = potencial químico absoluto del agua en cualquier punto del sistema.

$\mu_w^0$  = potencial químico del agua pura a la presión atmosférica y a la temperatura del sistema.

R = constante molar de los gases ( 8.31 J k<sup>-1</sup>mol<sup>-1</sup> )

ln = logaritmo natural

e = presión de vapor en el equilibrio del agua en el sistema a temperatura T.

e<sup>0</sup> = presión de vapor en el equilibrio del agua pura a la misma temperatura y a la presión atmosférica.

Las unidades de  $RT \ln e/e^0$  son Jmol<sup>-1</sup>, esto es, energía por cantidad de sustancia. En el caso de la relación agua-suelo-planta, es preferible usar unidades de presión (pascales, bares o atmósferas), esto es, energía por unidad de volumen. La energía por mole puede ser convertida a energía por unidad de volumen dividiendo por V, volumen parcial molar o sea por el volumen ocupado por una mol de la sustancia.

### ***El potencial hídrico***

La diferencia de potencial químico entre el agua en cualquier punto del sistema y el agua pura a la misma temperatura y una atmósfera de presión se denomina **potencial hídrico** ( $\psi$ ).

***El potencial hídrico del agua pura a 25°C y 10<sup>2</sup> kPa de presión se ha establecido en cero (0).***

El potencial hídrico se aumenta mediante la presión mecánica o el aumento en la temperatura, se reduce por la presencia de solutos o por medio de la reducción de la energía cinética bajo el efecto matricial, como en el caso de las partículas coloidales o las superficies cargadas. También puede variar bajo el efecto de las fuerzas electrosmóticas.

El agua se difunde desde una región de alto potencial hacia otra región de más bajo potencial. Entre más negativo sea el potencial hídrico de un sistema en rela-

ción con su medio, es mayor la tendencia del agua para difundirse en el sistema, de acuerdo con la ley de Fick.

A diferencia de la difusión gaseosa, en los sólidos y líquidos éste es un fenómeno discontinuo en el cual en un momento dado una molécula se mueve rápidamente desde un punto a otro del sistema y otra se mantiene vibrando o rotando únicamente alrededor de una posición media. La molécula permanece estática mediante fuerzas de atracción entre ella y las moléculas que la rodean, que actúan como una barrera de energía potencial. Cuando la molécula adquiere suficiente energía cinética (energía de activación) para sobrepasar la barrera, pasa a estado libre y se difunde hasta que pierde su energía cinética mediante choques moleculares o de alguna otra manera.

Si la barrera de energía potencial es comparativamente baja, como en la difusión de moléculas pequeñas o iones en el agua a temperatura fisiológica, la energía de activación de la difusión es baja y el coeficiente  $Q_{10}$  del proceso se acerca a la unidad (1.2 - 1.3) ( $Q_{10}$  es el coeficiente que describe el aumento en la velocidad de una reacción por cada  $10^{\circ}\text{C}$  de aumento en la temperatura). Por otro lado, cuando la barrera de energía potencial es alta, como en el caso de la difusión a través de un fluido viscoso o a través de una membrana lipídica, la energía de activación es más alta y los procesos tienen un  $Q_{10}$  alto (2.0 - 3.0).

La expresión del potencial químico en unidades energéticas por mole es inconveniente en las relaciones hídricas celulares debido a su alta complejidad. Es más conveniente utilizar unidades energéticas por unidad de volumen. Las medidas son compatibles con unidades de presión que pueden ser obtenidas mediante la división de ambos términos de la ecuación

$$\mu_w = \mu_w^0 + RT \ln e/e^0$$

$$\mu_w - \mu_w^0 = RT \ln e/e^0$$

Por el volumen parcial molar del agua  $V_w$  ( $\text{m}^3 \text{mol}^{-1}$ ) ( $18 \text{ cm}^3 \text{mol}^{-1}$ ). El término resultante se denomina **potencial hídrico** ( $\psi_w$ ).

$$\psi_w = (\mu_w - \mu_w^0)/V_w = (RT \ln e / e^0)/V_w$$

Entonces

$$\psi_w = (\mu_w - \mu_w^0)/V_w$$

El término  $\psi_w$  describe el estado energético del agua y fue introducido en la literatura para suministrar una terminología apropiada en las relaciones agua-suelo-planta.



*Puede ser definido como la diferencia en potencial químico por unidad de volumen, entre una muestra dada de agua y el agua pura en estado libre a la misma temperatura.*

Entonces

$\psi_w =$  potencial hídrico

$\mu_w =$  potencial químico del agua considerada

$\mu_w^o =$  potencial químico del agua pura a la misma temperatura

$V_w =$  volumen parcial molar del agua en el sistema

Las unidades del potencial químico son  $\text{J mol}^{-1}$ , mientras que el volumen parcial molar se expresa en  $\text{m}^3 \text{mol}^{-1}$ . Sustituyendo estas unidades en la ecuación

$$\psi_w = (\mu_w - \mu_w^o)/V_w = \text{J mol}^{-1}/\text{m}^3 \text{mol}^{-1} = \text{J m}^{-3}$$

Pero como energía E es el producto de la fuerza F ejercida a lo largo de una distancia S

$$E = F \times S$$

$$E \text{ (Joules)} = \text{Fuerza (Newton)} \times S \text{ (metros)}$$

$$\text{J} = \text{N} \times \text{m}$$

Sustituyendo en

$$\psi_w = \text{J m}^{-3}$$

se tiene

$$\psi_w = \text{N} \times \text{m}/\text{m}^3 = \text{N m}^{-2}$$

O sea: fuerza por unidad de área equivale a la definición de **presión** en el Sistema Internacional de Medidas (SI), cuya unidad es exactamente el Pascal (Pa) o sea que

$$\text{Pa} = \frac{\text{N}}{\text{m}^2}$$

Actualmente la tendencia es a expresar el potencial hídrico en pascales, aunque se mantiene en algunos casos la utilización de los bares y con mucha menos frecuencia la atmósfera como unidad de presión (1 bar =  $10^5$  Pa = 1.019 atmósferas; 1 atmósfera = 0.981 bar).

El agua puede ser expuesta a una presión hidrostática o a una fuerza de succión. En el primer caso el potencial es positivo y en el segundo negativo. El potencial hídrico también está influido por los solutos disueltos en el agua, los cuales diluyen la concentración hídrica en la solución disminuyendo el potencial.

Teniendo en cuenta estos tres componentes (presión hidrostática, succión o presión negativa y concentración en solutos) el potencial hídrico puede ser descrito mediante

$$\psi_w = \psi_p + \psi_s + \psi_m$$

donde

$\psi_p$  = potencial de presión, numéricamente equivalente a la presión hidrostática. Tiene signo positivo, ya que a medida que se incrementa su magnitud, aumenta el potencial hídrico.

$\psi_s$  = potencial que resulta de la presencia de solutos, denominado potencial osmótico o potencial de solutos. La introducción de solutos en el agua reduce su concentración, o mejor aún, la actividad de sus moléculas. Su valor es siempre negativo ( $< 0$ ), o sea menor que el potencial del agua pura.

$\psi_m$  = potencial matricial o mátrico. Representa la succión y resulta de los efectos de la superficie sólida sobre la fase hídrica.

El agua puede estar ligada a las grandes moléculas de proteína y polisacáridos mediante enlaces de H y es de esta manera como puede mantenerse asociada a las paredes y membranas celulares. Junto a este efecto adsorptivo, el agua también puede mantenerse en los capilares mediante la tensión superficial. A estas fuerzas se las denomina **fuerzas mátricas** cuyo efecto es la reducción de la movilidad del agua, lo cual tiene como consecuencia la reducción del potencial hídrico. Entonces, el signo de  $\psi_m$  es negativo.

Las fuerzas mencionadas son las que contribuyen al potencial hídrico del suelo, siendo las principales las que están asociadas a la matriz del suelo, a las características osmóticas de la solución del suelo y las que afectan la presión total sobre el agua del suelo. Los dos mecanismos principales mediante los cuales el agua es

retenida en los suelos que sufren contracción al secarse y en aquellos que no sufren este fenómeno, están claramente asociados a la estructura y a las características de la matriz del suelo y se llaman **fuerzas mátricas del suelo**, las que en conjunto se denominan **potencial mátrico** o  $\psi_m$ .

Las fuerzas osmóticas asociadas a la solución del suelo, se denominan en conjunto **potencial osmótico** o  $\psi_s$ , mientras que cualquier componente de presión forma parte del **potencial de presión** o  $\psi_p$ . En el caso del agua del suelo, se puede hablar de su **potencial gravitacional** o  $\psi_g$ , con lo cual la ecuación queda

$$\psi_w = \psi_m + \psi_s + \psi_p + \psi_g$$

A medida que el agua se infiltra, el efecto gravitacional se hace mínimo, con lo cual  $\psi_g \rightarrow 0$ , por lo tanto

$$\psi_w = \psi_m + \psi_s + \psi_p$$

Para el caso del suelo se puede decir que el componente más importante del potencial hídrico es el potencial mátrico al cual le sigue en importancia el potencial osmótico.

En el material vegetal fresco, la proporción de agua ligada mediante el potencial mátrico generalmente es muy baja. Sin embargo, en muchas especies vegetales, el potencial mátrico juega un papel muy importante cuando el material ha sido despojado de más del 50% de su contenido normal de agua. En las plantas, contrariamente a los suelos, el potencial mátrico puede ser considerado irrelevante la mayor parte de las veces.

El mayor potencial hídrico de un tejido vegetal como el mesófilo de una hoja, se presenta en sus vacuolas donde se halla una alta cantidad de agua (90% del total del agua del tejido). En las vacuolas también se encuentran cantidades sustanciales de solutos. El agua se presenta en forma libre en el citoplasma en un 5% y en las paredes celulares también en un 5% donde es retenida volviendo el potencial hídrico más negativo. Por esta razón, el potencial hídrico de los órganos vegetales (hojas, tallos y aun raíces) normalmente es negativo. Sin embargo, en ciertas condiciones, la presión hidrostática en las vacuolas puede ser alta y así, el potencial hídrico puede alcanzar un valor positivo.

Los potenciales hídricos en las plantas se encuentran normalmente en el rango comprendido entre -1 y -15 bar (0.1 y 1.5 MPa). En casos extremos, como en las plantas halófitas, se registran valores tan bajos como -30 bar (3 MPa). Estos valores dependen en gran medida del ambiente de la planta. Las pérdidas pequeñas de agua que se presentan en tejidos totalmente turgentes y que pueden tener poco efecto sobre el contenido hídrico del tejido pueden disminuir considerablemente el potencial hídrico como resultado de la disminución de la presión hidrostática. Los diferentes tejidos vegetales tienden a tener potenciales hídricos característicos, siendo el potencial hídrico de las hojas inferior (más negativo) que el de las raíces.

Uno de los aspectos más importantes en el uso del potencial hídrico es que éste representa la fuerza conductora para la transferencia hídrica. De acuerdo con la hipótesis de la catenaria propuesta por van den Honert (1948), el movimiento del agua entre dos puntos cualesquiera depende de la diferencia en potencial hídrico y de las resistencias al flujo. Tales resistencias en los sistemas vegetales están representadas por las paredes celulares, las membranas, las cutículas, etc. Así, la tasa de flujo puede ser descrita mediante la ecuación.

$$F = \frac{\psi_1 - \psi_2}{R}$$

$$F = \frac{\psi_1 - \psi_2}{\sum r_j}$$

$$F = \frac{\Delta_\psi}{\sum r_j}$$

donde

$\Delta_\psi$  = diferencia de potencial hídrico entre dos puntos

$F$  = flujo

$R$  = resistencia

$\sum r_j$  = suma de las resistencias parciales en los distintos puntos del sistema (suelo-planta-atmósfera)

### **Potencial mátrico o de succión del suelo**

Termodinámicamente hablando, la intensidad del poder de retención del agua por el suelo se mide en términos de cantidad de energía necesaria para extraer agua del suelo.

El potencial hídrico también se reconoce como la energía necesaria para extraer una unidad de masa de agua en estado puro. Este potencial es de difícil determinación y uso pues como se ha visto, es la suma algebraica de los potenciales parciales debidos al efecto de la concentración de sales y de iones disueltos en la solución del suelo, la retención ejercida por los constituyentes propios del suelo (capilaridad, efecto de cuña, hidrofilia de los coloides o adsorción de los iones, en otras palabras, el potencial mátrico) y el potencial debido a la presión.

Se puede definir el potencial mátrico como la energía necesaria para liberar del suelo estudiado una unidad de masa de la solución, sin modificar la concentración salina, ni la temperatura ni la presión.

Si  $G$  ligada es la energía libre de Gibbs de la solución en estado ligado al suelo y  $G$  libre la energía libre de Gibbs cuando la solución es liberada del suelo, se tiene que, según la definición de potencial mátrico dada anteriormente

$$G_{\text{ligada}} + \psi_m = G_{\text{libre}}$$

O sea que  $G$  libre se obtiene mediante la aplicación de una fuerza equivalente al potencial mátrico del suelo, o lo que es lo mismo,

$$G_{\text{ligada}} = G_{\text{libre}} - \psi_m$$

El agua tiene tendencia a movilizarse en el suelo en el sentido de los potenciales mátricos crecientes: El potencial mátrico es lo opuesto de un potencial termodinámico, lo que equivale a decir que el agua se mueve en contra de un gradiente de potencial mátrico.

La **succión**, también conocida como **déficit de presión de difusión** o **DPD**, se define como la presión que se debe aplicar al suelo para extraer la solución, lo que equivale a decir la **tensión** que ejerce el suelo sobre la solución.

Si  $V$  es el volumen de una unidad másica de agua, cuando la solución pasa del estado libre al estado ligado en el suelo, éste aplica una succión ( $S$ )o, lo que es lo mismo, una presión negativa ( $-P$ ) como se ha visto anteriormente, entonces

$$S = -P \quad \text{y} \quad P = -S$$

Como

$$G_{\text{ligada}} + PV = G_{\text{libre}}$$

$$G_{\text{libre}} - G_{\text{ligada}} = PV$$

Y como

$$P = -S$$

entonces

$$G_{\text{libre}} - G_{\text{ligada}} = -SV$$

$$G_{\text{ligada}} - G_{\text{libre}} = SV$$

con lo cual

$$SV = \psi_m$$

Esto quiere decir que es lo mismo hablar de potencial mátrico que de fuerza de succión y la medida de uno equivale a la medida de la otra.

Se puede someter experimentalmente una muestra de suelo a una presión mecánica o acentrifugación o ponerlo en presencia de un sistema mecánico u osmótico que tienda a aspirar el agua o ponerlo en una atmósfera desecante o a temperatura elevada. A partir de las condiciones de la experiencia y la magnitud y sentido de las variaciones de la humedad de la muestra es posible conocer, según sea el caso, o la succión o el potencial hídrico.

El agua del suelo puede ser sometida a dos tipos de presión, principalmente:

- 1) La presión hidrostática, debida al peso del agua en el punto considerado. Esta presión no es importante sino en condiciones de alta humedad del suelo y provoca el escurrimiento o drenaje hacia las capas profundas.
- 2) La presión de origen capilar debida a la presencia de películas y meniscos. Contrariamente a la presión hidrostática que tiende a hacer salir el agua del suelo, esta presión confiere al suelo un poder de succión que equivale a una presión negativa.

Se ha demostrado que el agua colocada en películas sobre una pared sólida es sometida a una presión negativa debida a fuerzas de adhesión, que aumentan a medida que la película se hace más delgada.

En las uniones entre los agregados del suelo, donde la superficie del líquido normalmente está muy alejada del sólido como para que este fenómeno de adhesión pueda intervenir, el agua está sometida a una presión atribuible a la curvatura de la superficie.

En efecto, según la ley de Laplace el agua estará sometida a una presión

$$P = \frac{2A}{r}$$

siendo A la tensión superficial del agua y r el radio de curvatura. Como se puede deducir, la presión será mayor entre menor sea el radio de curvatura r. Cuando el suelo está en equilibrio, las dos presiones definidas anteriormente son iguales

entre ellas. Así, durante el desecamiento del suelo, las películas de agua se vuelven más delgadas y, consecuentemente, los meniscos más curvos. Entonces se trata de la misma presión debida a dos fenómenos diferentes.

Cuando el suelo se satura, no existen ni películas ni meniscos con lo cual la presión de origen capilar es nula o sea que el potencial mátrico es cero. Tal presión comienza a hacerse evidente tan pronto como el espacio poroso contenga simultáneamente agua y aire.

Teniendo en cuenta las fuerzas estudiadas hasta acá, se pueden definir los tres estados del agua en el suelo, estados que tienen que ver con su accesibilidad a la planta.

- 1) El agua de gravitación o de saturación que se escurre con velocidad decreciente a medida que sale de los espacios más grandes que se llenan de aire. Esta agua ocupa la macroporosidad del suelo y cuando cesa de escurrir, el suelo alcanza su **capacidad de campo**, valor que traduce su capacidad de retención de humedad o capacidad de retención capilar.
- 2) El agua utilizable por la planta, o sea la retenida por el suelo, bien en el interior de los canales o capilares o bien como películas lo suficientemente gruesas alrededor de los componentes sólidos. A medida que la planta toma esta agua, se va reduciendo la tasa de humedad del suelo hasta que la planta sufre de sequía y se marchita: se ha alcanzado el **punto de marchitez**. Sin embargo, si se determina la humedad, se muestra que el suelo aún contiene agua.
- 3) Esta última cantidad es el agua no utilizable por la planta. Forma películas muy delgadas alrededor de los componentes sólidos y la fuerza de retención es tan fuerte que la fuerza de succión de las raíces de las plantas, debida a la diferencia de potencial hídrico entre el suelo y las células de la raíz, de una magnitud promedio de -16 bar o 0.16 MPa en suelos y plantas mesofíticos, no alcanza para extraer el agua de ese suelo.

En resumen, se puede considerar que sobre el agua del suelo actúan tres fuerzas principales: la gravedad, la succión de las raíces y la succión del suelo.

Si el agua puede encontrarse en los tres estados mencionados, es que las fuerzas que se ejercen sobre ella tienen una intensidad variable. El agua forma alrededor de los componentes sólidos películas de espesor variable y la fuerza que ejerce el sólido sobre la molécula de agua es más intensa a medida que esta molécula está más cerca de él. Más allá de una cierta distancia, la fuerza de atracción entre la pared del sólido y las moléculas del líquido es más débil que la fuerza de gravedad y entonces el agua escurre.

Cuando las dos fuerzas se igualan, se alcanza la **capacidad de campo**. La utilización del agua por la planta es posible, siempre y cuando la fuerza de succión

de las raíces sea superior a la que ejerce el suelo sobre el agua. Cuando esta última fuerza llega a ser superior a la fuerza de succión de las raíces ( $\psi_{m \text{ suelo}} > \psi_{s \text{ planta}}$ ) debido al adelgazamiento extremo de las películas de agua, se obtiene el **punto de marchitez**.

En un suelo húmedo pero escurrido, la tensión puede estar entre 0.2 bar (0.02 MPa) y 0.981 bar (0.0981 MPa) y puede sobrepasar los 981 bar (9.81 MPa) en un suelo seco al aire libre.

La fuerza de succión del agua por el suelo se puede expresar también en  $\text{g cm}^{-2}$  (1 atmósfera =  $1.033 \text{ g cm}^{-2} = 1.013 \text{ bar}$ ). Ya que en los sistemas usuales el volumen másico del agua es sensiblemente igual a 1, se ha sugerido expresar  $\psi_m = -S = P$  por la altura en cm de la columna de agua capaz de equilibrar la succión del suelo. Por comodidad, habitualmente se utiliza el logaritmo decimal de la presión P al cual se le da el nombre de **pF**

$$pF = \log \psi_m$$

Entonces pF se define como el logaritmo decimal del potencial mátrico o de la presión capilar que retiene el agua del suelo; pF es la notación aceptada en el momento, donde

F = símbolo antiguo para la energía libre

p = logaritmo como en pH o en pK.

Cuando F es igual a 1 atmósfera, la presión necesaria para extraer un volumen másico de agua equivale a la presión efectuada por una columna de agua de 1000 cm de longitud y  $1 \text{ cm}^2$  de sección en la base o sea  $F = 1000 \text{ g cm}^{-2} = 1 \text{ atmósfera} = 1.013 \text{ bar}$ . Entonces

$$\log F = pF = \log 1000 = 3$$

Cuando la presión es de 10000 atmósferas (10130 bar)

$$F = 10000 \times 1000 = 10^4 \times 10^3 = 10^7$$

$$\log F = pF = 7 \log 10 = 7$$

El interés de esta noción radica en que  $\psi_m$  (o sea S) aumenta muy rápidamente cuando el suelo se seca, un poco debido al aumento de la concentración



(fuerzas osmóticas) pero principalmente debido al aumento de las fuerzas de adsorción y de cuña. De una presión de 1 atmósfera (1.013 bar) a capacidad de campo, se pasa a una presión de más de 200 atmósferas (202.6 bar ó 20.26 MPa) cuando ha salido el agua de capilaridad y a 10000 atmósferas (10130 bar ó 1013 MPa) cuando el suelo está completamente seco.

La capacidad de campo se determina cuantificando la humedad de una muestra puesta en un tubo vertical abierto en sus dos extremidades y provisto de un tamiz en la extremidad inferior. El dispositivo se coloca en una atmósfera saturante para evitar la evaporación y se deja escurrir libremente durante uno o dos días.

Como tal medida es dispendiosa se la sustituye con la **humedad equivalente**, que en la mayoría de los casos es del mismo orden de magnitud que la capacidad de campo. Se define como *el agua retenida por el suelo cuando se ha sometido la muestra a una fuerza centrífuga correspondiente a 1000 g* (2440 RPM en un rotor de 48 cm de diámetro) durante 20 ó 30 minutos. El pF asociado a tal fuerza centrífuga se ha estimado en 2.74 y corresponde a una presión de 0.5 atmósferas (0.49 bar ó 0.049 MPa). Cuando  $P = 1000 \text{ g cm}^{-2}$ , entonces  $pF = 3.0$ . Estos dos puntos pueden ser considerados como referencias para igualar los valores de **capacidad de campo y humedad equivalente**. La igualdad entre los dos valores no se produce sino para valores promedio de 20 a 21% para capacidad de campo. Cuando el valor de capacidad de campo está por debajo del 20% la humedad equivalente es siempre menor. Cuando el valor de capacidad de campo está por encima del 21%, el valor de humedad equivalente es siempre mayor. En suelos de Palmira (Colombia) se han encontrado coeficientes de correlación del orden de 0.88 entre la capacidad de campo y la humedad equivalente, valor que confirma la estrecha relación entre los dos índices estudiados.

## El potencial eficaz

Cuando un suelo está en proceso de desecación, la energía requerida para liberar el agua es mayor que la necesaria para liberarla de un suelo mantenido a humedad constante tanto por las razones expuestas antes, como por la dificultad del paso del agua desde las redes del suelo hasta la superficie de evaporación. Por lo tanto, es necesario agregar al potencial mátrico determinado con un valor constante de humedad  $H$ , una cantidad proporcional a la velocidad de desecación  $dH/dt$ . La suma obtenida es el **potencial eficaz del suelo**.

$$\psi_e = \psi_{mH} + k \frac{L dH}{\lambda dt}$$

donde

$\psi_e$  = potencial eficaz

$\psi_{mH}$  = potencial mátrico a humedad constante

$L$  = longitud media del recorrido del agua

$\lambda$  = coeficiente de conductividad del suelo.

$k$  = constante que depende del tipo de suelo.

El modelo anterior describe una realidad más compleja que la representada por la fórmula

$$\psi_w = \psi_m + \psi_s + \psi_p$$

O sea que en el suelo existen resistencias al paso del agua que disminuyen realmente su potencial hídrico.

## El punto de marchitez permanente

Si en una época seca se determina la humedad de un suelo cultivado, se nota que la primera capa, de algunos centímetros de espesor, que se encuentra sometida a la evaporación directa puede alcanzar una humedad muy baja. Más abajo de esta capa, en la zona que no está sometida a la acción de la evaporación directa pero que está esencialmente sometida al efecto de la succión radical, la humedad disminuye hasta un cierto valor mínimo a partir del cual toda absorción de agua resulta imposible. Esta humedad crítica se denomina **punto de marchitez permanente** y es una característica de cada tipo de suelo.

En general, el punto de marchitez permanente varía de un suelo a otro, en la misma forma que lo hace la capacidad de retención de agua y es, en efecto, aproximadamente igual a la mitad de esta última. Sin embargo, tal relación no es muy precisa ya que, por ejemplo, el humus aumenta la capacidad de campo sin modificar el punto de marchitez permanente, mientras que la arcilla tiene el efecto contrario.

Para determinar el punto de marchitez permanente con una cierta exactitud, se debe acudir a la curva de pF determinada en el laboratorio. La experiencia muestra que la tasa de humedad asociada a la marchitez permanente corresponde a un pF de 4.2, cualquiera que sea el tipo de suelo.

La diferencia en humedad entre la capacidad de campo y el punto de marchitez permanente equivale a la cantidad de agua del suelo que está efectivamente a disposición de la planta.

Como se ha dicho antes, esta es una característica de los suelos y su valor depende poco de los vegetales utilizados en las pruebas de determinación de la humedad del suelo a la cual la planta se marchita. En este caso, se debe asegurar que el desequilibrio hídrico viene del suelo y no del aire verificando que persiste tal desequilibrio, aun si la atmósfera está saturada de humedad, de donde viene el nombre preciso de **punto de marchitez permanente** con el cual se conoce universalmente. De acuerdo con la definición anterior, se debe esperar, como en realidad sucede, que el contenido hídrico de las plantas marchitas sea diferente según las especies. Se puede medir la humedad de un suelo sometiendo una muestra a 15 atmósferas en ollas o platos de presión. La comparación del método biológico y el método de la olla de presión arroja valores altos de coeficiente de correlación, lo cual quiere decir que en la ausencia de equipos costosos como la olla de presión, se puede estimar el punto de marchitez permanente muy confiablemente utilizando el método biológico.

Se han encontrado las siguientes cifras de punto de marchitez (en porcentaje de humedad):

Para un suelo arenoso: 1 - 3 %

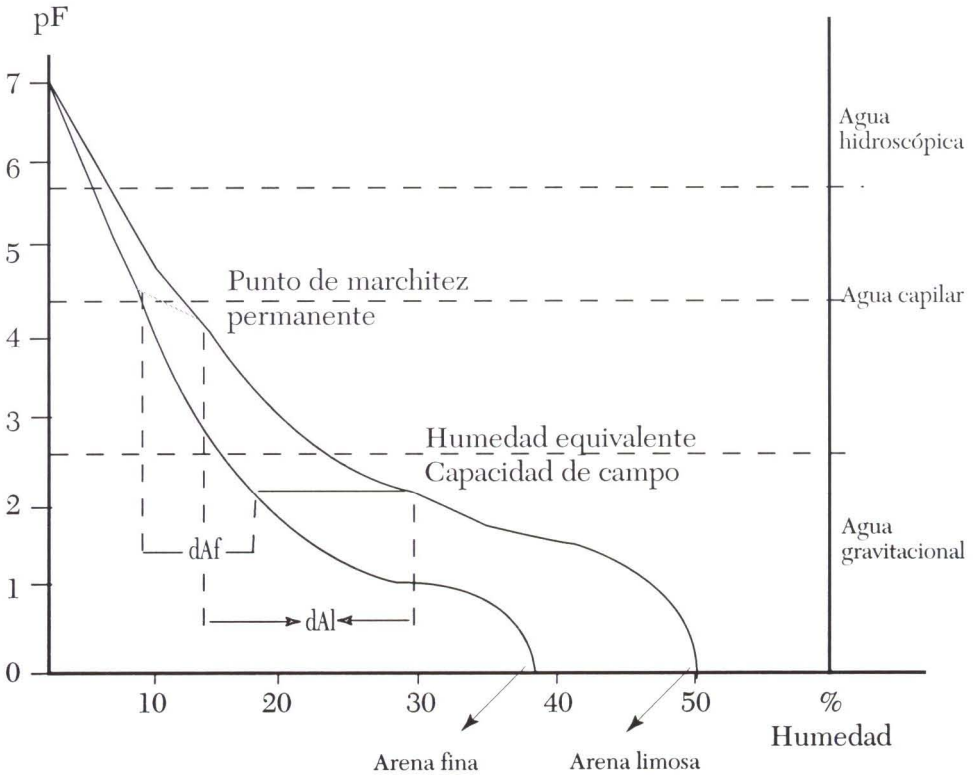
Para un suelo arcilloso: 10 - 20 %

Para un suelo turboso con elevado contenido en materia orgánica: Cerca del 50%

Como se puede notar, el contenido en materia orgánica (humus) aumenta considerablemente el porcentaje de humedad al cual se puede producir la marchitez permanente, lo cual quiere decir que en suelos con alto contenido en materia orgánica, los riegos deben ser más frecuentes que en un suelo menos rico. Si se toma como ejemplo el trigo, su germinación se puede obtener en un suelo liviano con un contenido de agua del 0.52%, mientras que en un suelo con un alto contenido en materia orgánica se debe alcanzar una humedad mínima del 19%.

El hecho de que el punto de marchitez sea sensiblemente el mismo para la mayoría de las plantas significa que éstas tienen el mismo límite a su capacidad de tomar el agua del suelo. Esta succión límite es de alrededor de 16 atmósferas (pF = 4.2) para las plantas mesofitas típicas, y alcanza hasta 20 y 30 atmósferas en los vegetales adaptados a los medios secos (xerofitas) y a los suelos salinos (halofitas).

En plantas como el girasol, el marchitamiento comienza por las hojas basales y a este punto se le llama **punto de marchitez permanente inicial**, en el cual el pF está próximo a 4.2. El **punto de marchitez permanente final** concierne a toda la planta. En este **rango de marchitez**, situado entre estos dos puntos, el vegetal puede sobrevivir pero su desarrollo y crecimiento pueden ser perturbados y paralizados (Figura 13).



dAf = Margen de utilización por las plantas en arena fina  
 dAl = Margen de utilización por las plantas en arena limosa

**Figura 13** Tipos de agua en relación con la retención en el suelo

## El perfil hídrico y la redistribución del agua en el suelo

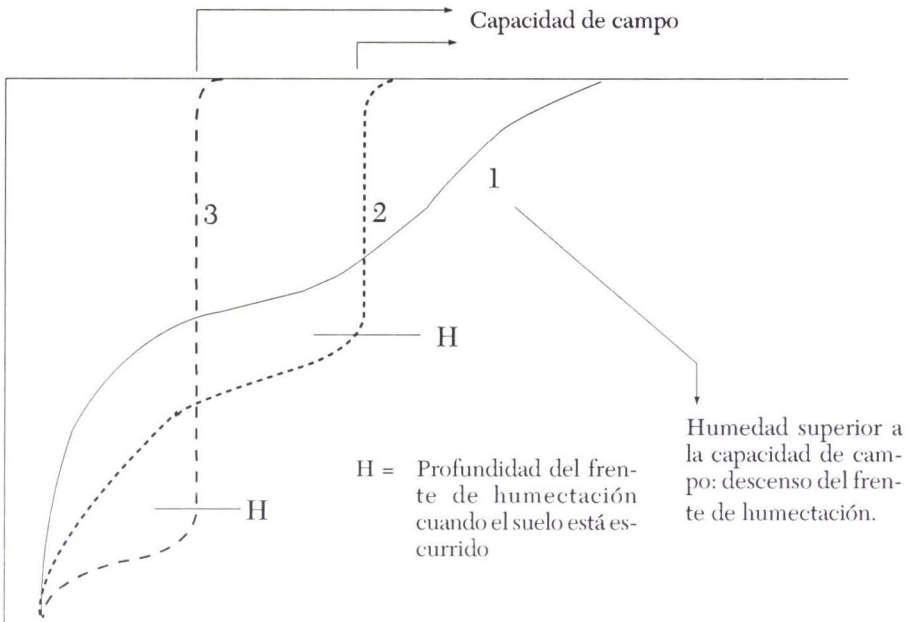
Cuando se riega un suelo por aspersión y se mantiene el flujo igual o inferior a la velocidad de infiltración no se forma lámina de agua en la superficie con lo cual se mantiene la estructura superficial y se evita la erosión. El agua infiltrada llena los primeros centímetros del suelo y a medida que se hace mayor la profundidad la humedad disminuye. Cuando cesa el riego, la humedad momentáneamente superior a la capacidad de campo se reparte en forma homogénea en toda la zona humidificada para luego decrecer bruscamente al contacto de la zona seca. Se dice entonces, que la humedad está redistribuída en el perfil del suelo hasta el frente de humectación. La humedad de la zona humidificada corresponde a la capacidad de campo del suelo húmedo.

Según el perfil hídrico se deduce que la profundidad de humectación depende de la textura. El frente de humectación es más profundo entre más débil sea la capacidad de retención hídrica.

Para caracterizar la humedad del suelo en un momento dado se determina la humedad  $H$  de muestras de suelos tomadas a 10, 15, 25, y hasta 200 cm de profundidad, entonces es muy cómodo representar en un gráfico la variación de  $H$  en función de la profundidad  $Z$  y la curva obtenida se denomina **perfil hídrico**.

El perfil hídrico en sí, no permite juzgar si la humedad del suelo es satisfactoria o no. Se ha visto que es necesario agregar a la noción de contenido de agua la noción de  $pF$ . Es fácil hacer aparecer el  $pF$  en relación con el perfil haciendo figurar otras dos curvas sobre el mismo gráfico. Estas curvas representan la capacidad de campo [ $pF$  entre 2.7 y 3.0 ( $H_0$ )] y el punto de marchitez permanente, humedad que corresponde sensiblemente a un  $pF$  de 4.2 ( $H_1$ ). El perfil hídrico, que aparece encuadrado entre estas dos curvas, informa plenamente sobre la cantidad de agua presente en el suelo y también sobre el estado de sequía real del suelo o, dicho de otra manera, sobre la disponibilidad hídrica en cada profundidad (Figura 14).

1. Perfil hídrico, tan pronto se detiene la lluvia o el riego.
2. Perfil hídrico, después de redistribución del agua en un suelo arcillo-limoso.
3. Perfil hídrico, después de redistribución del agua en el suelo limo-arenoso.



**Figura 14** Redistribución del agua después de lluvia o riego

## **Movimientos del agua del suelo, causados por efecto de la difusión capilar**

Bajo el efecto de la evaporación, la superficie del suelo se seca y como consecuencia el  $pF$  aumenta drásticamente originando una corriente ascendente del agua desde las capas inferiores. Según el mismo principio, el agua se puede desplazar lateralmente bajo el efecto de la absorción del líquido por las raíces. Sin embargo, esta hipótesis de base tiene varias formas de aplicación.

- 1) Cuando el suelo se provee a partir de una capa de agua más o menos profunda, tal principio se mantiene valedero debido a que cuando el agua se desplaza desde la capa hacia la superficie puede humidificar constantemente las zonas desecadas por las raíces o por la evaporación. Sin embargo, en un suelo desnudo, la altura de ascenso es limitada y depende de la textura: desde 40 cm en una arena hasta 1.0 m en un limo arcilloso.
- 2) El principio de la difusión capilar no parece aplicable en todos los casos ya que al nivel del frente de humectación, ya sea ascendente o descendente, la humedad no se difunde a pesar de que la diferencia en potencial hídrico o en  $pF$  entre la zona seca y la zona húmeda pueda ser muy grande. La explicación aparente de este hecho se basa en la resistencia originada por la fuerza de cohesión entre las moléculas de la película de agua.

Estas observaciones llevan a pensar que la importancia de la ascensión capilar es despreciable y a suponer que no es que el agua suba a las raíces sino que las raíces descienden en búsqueda del agua. Sin embargo, la importancia del ascenso capilar se puede evidenciar cuando se comparan las medidas de la humedad de una parcela cubierta contra la humedad de una parcela desnuda. En la parcela cubierta, el suelo se deseca mucho más allá de la zona ocupada por las raíces, de donde se deduce que se ha generado una corriente ascendente suscitada por ellas.

Estas observaciones pueden ser comprendidas si se acepta que el agua se desplaza a través del perfil en forma de películas. En un perfil hídrico se muestra que el agua no sólo se desplaza desde el punto más húmedo al menos húmedo sino que sube en bloques desde el fondo hacia la superficie (flujo en masa) sin tener en cuenta las diferencias de humedad entre las capas. Todo sucede como si el agua del suelo se encontrase en forma de películas de espesor variable según la profundidad, pero capaces de ascender en bloque gracias a la cohesión de las moléculas del líquido.

Sin embargo, la evaporación del agua de la superficie del suelo no basta para que se desencadene en todo el perfil un movimiento general de ascenso del agua. Esto no es posible sin que las moléculas de agua estén reunidas dentro del perfil en una película continua. Si las películas son largas, el desecamiento de la superficie será lento y el agua sube desde las capas profundas hacia la superficie. Si, por el contrario, tales películas son muy cortas el desecamiento de la superficie será

rápido e intenso y el agua se quedará entre las capas profundas. Para favorecer o limitar el ascenso del agua, basta saber por cuáles medios se puede aumentar o disminuir la longitud de sus películas.

## Las técnicas culturales y la economía hídrica

- 1) El ascenso del agua se favorece por todo lo que aumenta su cohesión y, como consecuencia, la longitud de las películas líquidas:
  - A) El apisonamiento mediante rodillos aumenta el contacto de las partículas del suelo.
  - B) La presencia de raíces en el perfil permite un desecamiento continuo de la zona influenciada mediante el «efecto de mecha».
  - C) La evaporación lenta de la superficie bajo cielo cubierto evita las rupturas de las películas que se producen en tiempos calurosos y cielos abiertos, por aumentos drásticos de la temperatura del suelo.
  - D) Los riegos por aspersión mantienen húmedas las primeras capas del suelo y vuelven a unir las películas rotas.
- 2) El ascenso del agua es limitado por todo aquello que rompa la cohesión o sea la longitud de la película de agua.
  - A) El control de malezas disminuye el «efecto de mecha». De acá la importancia de la investigación en métodos de labranza mínima.
  - B) La cultivada acelera el desecamiento superficial ocasionando el rompimiento de la película de agua.
  - C) La cobertura del suelo con hojarasca, material vegetal o material plástico limita la evaporación.
  - D) La evaporación brutal de la superficie del suelo en tiempo seco y cálido origina una capa de tierra seca que evita la evaporación del agua de las capas inferiores. Rara vez se forma espontáneamente.

## Absorción y transporte del agua

En las plantas terrestres la absorción del agua se efectúa esencialmente a través de los pelos absorbentes, aunque el total de la superficie de la raíz también está en capacidad de absorber. Los pelos absorbentes se presentan fundamentalmente en las plantas herbáceas y son más raros en los árboles, en los cuales intervienen las micorrizas (en las coníferas están casi completamente ausentes). Los pelos absorbentes tienen vida muy corta (algunos días o algunas semanas) y son reemplazados por tejidos suberificados. La parte no suberificada de las raíces y que no tiene pelos absorbentes también absorbe agua y en algunas especies, como el pino, el agua es absorbida por tejidos muy viejos mediante estructuras conocidas como lenticelos.

La absorción continua del agua necesita que el agua absorbida sea evacuada, así que no se realiza perfectamente sino hasta cuando el xilema está bien diferen-

ciado, lo cual trae como consecuencia un decalaje pequeño de la zona de máxima absorción hacia la base de la raíz, en relación con la zona de pleno trabajo de los pelos absorbentes.

### **Extensión y forma del aparato radical**

El aparato radical presenta con frecuencia una gran extensión. En las gramíneas se observan crecimientos intensivos de las ramificaciones que dan como resultado la presencia de longitudes considerables de raíz en un volumen pequeño. En *Agropyrum cristatum*, una gramínea de Europa Central, se han medido 200 km de raíces en un cilindro de 1.2 m de radio y 2.0 m de profundidad. En centeno *Secale cereale* se ha encontrado una superficie de absorción total de 470 m<sup>2</sup> en la raíz, mientras que las superficies aéreas sólo alcanzan 6 m<sup>2</sup>.

En los sistemas de raíces pivotantes, las raíces penetran a grandes profundidades, como en el caso de la alfalfa (10 m) y del manzano (9 m) lo cual les permite alcanzar las regiones húmedas del subsuelo.

En los sistemas de extensión mixta (los más generalizados) la ocupación del suelo se efectúa a grandes distancias en todas las direcciones con ligera predominancia para las raíces horizontales, salvo competencia lateral por otras plantas. La amplitud y la forma del sistema radical depende de la estructura genética, de las condiciones del medio y constituyen un potente factor de adaptación.

El volumen del suelo drenado por las raíces es más importante que el volumen ocupado efectivamente por el aparato radical, ya que la solución del suelo forma una red continua de hilos o películas de agua. Hasta tanto estos no se rompan, es decir, en tanto que las fuerzas de cohesión no sean dominadas, una absorción ejercida al contacto del pelo absorbente tiene como consecuencia el desplazamiento de toda la línea de moléculas líquidas. Es de esta manera como un vegetal puede atraer agua del suelo a gran distancia de su aparato radical.

El drenaje así efectuado es tan importante que en épocas de sequía, las raíces de una planta pueden encontrarse durante un tiempo en sectores donde la humedad ha alcanzado o es inferior al punto de marchitez, sin que la planta se marchite. Esto debe ser tomado en consideración en las regiones secas para determinar las distancias entre plantas. Esta competencia es responsable del espaciamiento de la vegetación en las regiones semiáridas.

### **Absorción del agua atmosférica**

Este tipo de absorción no es importante en plantas mesofíticas, pero en plantas xerofíticas y epífitas (mesofitas adaptadas a medios aéreos) es fundamental en caso de deficiencia hídrica aguda, como lo ilustra la absorción del rocío por plantas de sitios semiáridos. Aunque la absorción sólo sea una fracción de esa humedad puede ser suficiente como para permitir la supervivencia de tales plantas. De



todos modos, el rocío disminuye la transpiración durante un tiempo y absorbe una parte de la energía solar durante su evaporación, lo cual contribuye al mantenimiento del equilibrio hídrico.

Las orquídeas tropicales y otras epífitas del tipo de las bromeliáceas tienen raíces aéreas desprovistas de pelos absorbentes pero presentan en la periferia un velamen o vela de varias capas de células muertas, mediante el cual se puede absorber fácilmente el agua atmosférica. La *Tillandsia* posee pelos absorbentes epidérmicos y los platiceros, hojas viejas que constituyen reservas llenas de desechos.

### Factores que afectan la absorción del agua

- 1) Las exigencias foliares debidas a la transpiración son tan importantes que durante cierto tiempo una planta puede absorber el agua por causa de este efecto, aun con las raíces muertas o en el caso de la propagación por estacas. Esto implica que los factores que aumentan la transpiración aumentan la absorción y viceversa, como la caída de las hojas o la alta humedad atmosférica.
- 2) La turgencia de los pelos absorbentes hace que

$$\psi_{w \text{ célula}} \rightarrow 0$$

Por lo tanto

$$\psi_{w \text{ suelo}} - \psi_{w \text{ célula}} = 0$$

- 3) El potencial osmótico de la raíz es, junto con las exigencias foliares, el factor más importante en el transporte del agua. En general, la presión osmótica excede en algunas atmósferas el potencial del suelo (de la solución del suelo: Los iones están más concentrados adentro que afuera). La absorción activa o *epictesis* se convierte en un mecanismo de regulación que permite mantener hasta cierto punto el exceso de potencial osmótico en caso de elevación de la concentración de la solución del suelo (Tabla 5).

Tabla 5: Efecto del incremento de la presión osmótica del suelo sobre la presión osmótica de las raíces de maíz.

Presión osmótica de la solución del suelo (atmósferas)	Presión osmótica de las raíces (atmósferas)
1.21	4.59
1.99	5.48
3.38	6.61
4.96	7.51
7.22	8.19

El fenómeno alcanza su mayor importancia en el caso de las halofitas adaptadas a medios salinos, donde la presión osmótica alcanza los mayores valores conocidos (202.5 atmósferas en *Atriplex confertifolia*). Los hongos pueden subsistir en medios muy azucarados gracias a su elevada presión osmótica. Los tubérculos en germinación también presentan presiones osmóticas muy fuertes gracias a la anatonosis o partición de las grandes moléculas de almidón o inulina en sus monómeros componentes (glucosa).

- 4) La actividad fisiológica de las raíces u otros sistemas absorbentes. La raíz no puede absorber agua por sí misma si no está aireada (alto  $pO_2$  en la solución del suelo) aunque subsista la atracción originada por la actividad foliar.

En un suelo muy pesado o húmedo la asfixia de las raíces puede originar lesiones de la estructura de la membrana con lo cual se puede presentar hasta salida de la solución celular.

En el caso particular del arroz *Oryzae sativa* las raíces están especialmente adaptadas para crecer en condiciones anaeróbicas. Esta adaptación consiste en la formación de nuevas raíces con un volumen en espacios libres poco usual, acompañada de una gran capacidad para absorber iones anaerómicamente. El hecho es que el  $O_2$  y otros gases se pueden movilizar a través de los tejidos de la planta con gran facilidad. Ciertos iones como el  $Ca^{2+}$  disminuyen la absorción del agua por las raíces, fenómeno que también ha sido observado en tejidos aislados.

### **La temperatura del suelo**

La temperatura del suelo tiene una marcada influencia sobre la absorción del agua. La mayor parte de las plantas de clima frío es sensible a la disminución cuando las temperaturas son menores de  $5^{\circ}C$ , mientras que en plantas de clima cálido la absorción se afecta cuando las temperaturas bajan a valores menores de  $15$  ó  $20^{\circ}C$ . Este fenómeno se debe al aumento en la viscosidad del agua, a la disminución de la permeabilidad de la membrana y a la reducción de la actividad metabólica que disminuye el transporte activo del agua.

### **Mecanismos de absorción del agua**

- 1) Tensión ejercida por las partes aéreas, en mínima proporción, debida al crecimiento y en su mayor parte a la transpiración.
- 2) El exceso de presión osmótica (deficiencia de potencial hídrico) entre las células absorbentes y la solución del suelo.
- 3) Una absorción activa, es decir, metabólica o no osmótica del agua por la planta. Aunque esta discusión es muy delicada, existen varios hechos que apoyan tal hipótesis:
  - A) Efecto de la temperatura sobre la absorción

- B) Efecto negativo de los inhibidores metabólicos del mecanismo respiratorio
- C) Efecto negativo de la ausencia de oxígeno

Es preciso hacer notar que el carácter metabólico de la absorción del agua se puede deber al carácter metabólico de la presión radical.

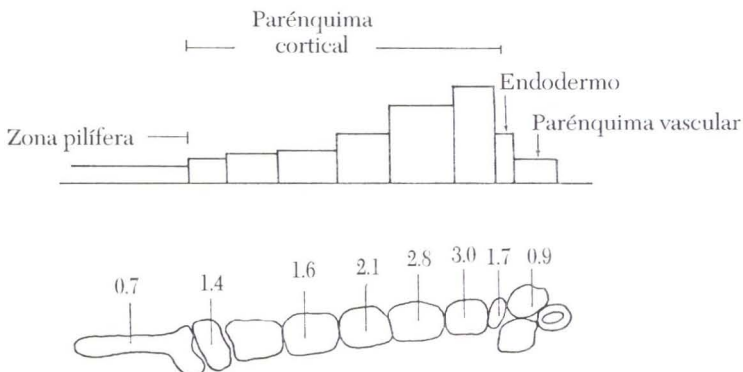
## La ruta del agua en la planta

### Transporte cortical

El agua absorbida que lleva con ella los iones minerales llega a los vasos de la raíz a través del parénquima cortical. La solución que constituye la savia bruta es movida principalmente por la fuerza generada por el gradiente de potencial que se establece entre el suelo y la atmósfera y en menor grado por la presión radical, y sube a alimentar los brotes y hojas. Una parte es utilizada en el sitio y regresa como savia elaborada mientras que la mayor parte es disipada hacia la atmósfera mediante la transpiración.

La ruta del agua y las sales minerales está mal definida y es variable desde la periferia al cilindro central. El movimiento es posible hasta cuando se presenta una suberificación total y las capas externas del parénquima cortical y la endodermis se vuelven impermeables. Los dos factores de desplazamiento en la corteza son la tensión ejercida por las partes aéreas y por el gradiente de presión osmótica.

Se ha constatado que existe un aumento regular en la presión osmótica de las células desde la zona pilífera hasta el endodermo. Hasta acá, el papel de la absorción activa es muy débil y no vale la pena hacerla intervenir en el proceso, pero al entrar en el cilindro central se produce una caída de la presión osmótica que sugiere que se encuentran involucrados otros mecanismos como la presión radical que se considera como un proceso activo dependiente de la fotosíntesis, de la respiración aerobia y de las auxinas (Figura 15).



**Figura 15** Gradiente de presión osmótica (en atmósferas) en una radícula de *vicia faba*.

## Ascensión de la savia

### *La savia bruta*

Es una solución que contiene agua, sales minerales y productos del metabolismo del nitrógeno (aminoácidos, etc.) realizado en las raíces. En los diferentes tejidos la savia bruta libera iones minerales y se enriquece con compuestos orgánicos. En general se trata de una solución muy diluida (presión osmótica del orden de 1 atmósfera o menos) que es mucho menos concentrada que el jugo vacuolar de las células corticales. Su movimiento tiene una velocidad (en condiciones normales de transpiración) de hasta 100 m hora<sup>-1</sup>, pero normalmente se tienen valores entre 1 y 6 m hora<sup>-1</sup>. El ascenso se produce por la vía de los vasos leñosos como lo muestran las experiencias clásicas de obstrucción de la superficie de una sección de una rama o la inmersión de una rama recién cortada en una solución de carmén acético y luego haciendo cortes a diferentes longitudes.

Se sabe que el mecanismo de ascenso de la savia es puramente pasivo. En general, sólo se aceptan como responsables de este movimiento a la tasa de transpiración y a la presión radical.

### La transpiración

La transpiración es el proceso mediante el cual el agua líquida del continuo agua-suelo-planta se evapora desde la superficie de las películas que rodean las células de las cámaras subestomáticas y pasa a través de los estomas hacia la fase gaseosa que rodea la hoja.

Todo déficit en saturación de vapor de agua que se presente en la atmósfera que rodea una planta da como resultado la evaporación continua del agua que está imbibiendo sus tejidos. Este fenómeno desarrolla una demanda continua de agua en el vegetal. Sin embargo, una transpiración demasiado intensa no puede ser compensada por un suministro suficiente de agua ya que la planta se marchita (las células pierden su turgencia) y su metabolismo general se hace más lento. Una marchitez demasiado avanzada se torna irreversible, de tal forma que la transpiración representa un peligro potencial para la planta lo cual parece ser una desventaja evolutiva. Según lo anterior, entonces la transpiración debió desaparecer en algún momento de la evolución, eliminada mediante el proceso de la selección natural. Sin embargo, parece que el mecanismo estomático ha evolucionado debido al requerimiento de CO<sub>2</sub> para el proceso fotosintético siendo la transpiración una consecuencia desventajosa de este desarrollo. Como los estomas están cerrados durante la noche, entonces no necesitan estar abiertos para que la planta absorba el O<sub>2</sub> necesario para la respiración, lo cual se explica porque en la atmósfera hay alrededor de 590 veces más de O<sub>2</sub> que de CO<sub>2</sub>, por lo que el O<sub>2</sub> llega a las células aunque los estomas estén cerrados.

El ascenso de los minerales absorbidos por las raíces a las partes aéreas de la planta se produce normalmente por medio de la **corriente transpiratoria**, o sea el flujo de agua originado bajo el efecto de la transpiración a lo largo del xilema. La transpiración contribuye a la absorción de minerales del suelo y a su transporte dentro de la planta, especialmente en el caso del calcio y el boro que son muy sensibles a la tasa transpiratoria (flujo en masa).

Uno de los aspectos más importantes para tomar en consideración es el hecho de que a nivel del suelo o de la altura de la planta en un día soleado llegan en promedio unos  $900 \text{ W m}^{-2}$  de irradiancia, cantidad de energía que en ausencia de un mecanismo de disipación de calor puede subir de manera considerable la temperatura de una lámina plana de metal, como en el caso del capó de un carro. Igual cantidad de irradiancia es interceptada por igual superficie de lámina foliar pero en este caso la temperatura no se eleva al menos perceptiblemente por el tacto. La transpiración es decisiva en el enfriamiento de la lámina foliar debido a que la evaporación del agua es un poderoso proceso refrigerante. Cuando las moléculas de agua absorben calor del medio (que puede ser la superficie de la cámara subestomática) alcanzan mayor energía cinética, lo que les puede imprimir altas velocidades que traen como consecuencia su separación del estado líquido. Cuando se evapora 1 kg de agua a  $20^\circ\text{C}$  absorbe del medio 2.45 MJ (586 kcal) energía conocida como **calor latente de vaporización**. A  $30^\circ\text{C}$  el calor latente de vaporización es de  $2.43 \text{ MJ kg}^{-1}$  (580 kcal  $\text{kg}^{-1}$ ). Las plantas evaporan grandes cantidades de agua (plantas herbáceas del tipo de la balsamina ***Impatiens noli-tangere***, 130 mg  $\text{H}_2\text{O}$  g peso fresco de hoja $^{-1}$  hora $^{-1}$ ; hoja de roble ***Quercus robur***, 24 mg  $\text{H}_2\text{O}$  g peso fresco de hoja $^{-1}$  hora $^{-1}$ ; nopal ***Opuntia camanchica***, 0.1 mg  $\text{H}_2\text{O}$  g peso fresco de hoja $^{-1}$  hora $^{-1}$ ). En el caso de la balsamina, una planta de 1 kg de material foliar puede evaporar 130 g de agua en una hora o sea que puede disipar 315.9 kJ de energía por hora durante el proceso de evaporación de 130 g de agua. Un cultivo de soya puede evaporar alrededor de 0.5 kg de  $\text{H}_2\text{O}$  por  $\text{m}^2$  por hora en una mañana soleada, o sea que puede disipar alrededor de  $1.25 \text{ MJ m}^{-2}$  hora $^{-1}$  mediante el proceso de evaporación del agua desde la superficie de las hojas. La importancia de este medio de transferencia neta de calor desde la planta al ambiente puede observarse en el caso de las palmas de los oasis. A plena exposición las hojas de estas palmas suelen estar más frescas que el aire circundante en cuyo caso hay una absorción neta de calor desde el aire. Además, absorben un exceso de energía radiante de la luz solar en relación con la que irradian a su ambiente. Sin embargo, siempre están más frías que el aire debido al proceso de evaporación de grandes cantidades de agua. A su vez la eficiencia de la disipación del exceso de energía, producto de la absorción de calor desde el medio y de la intercepción de la radiación solar por medio del proceso de evaporación, depende de la estructura físico-química del agua que se estudió en la primera parte. El calor de vaporización representa la cantidad de energía que se debe suministrar a una masa de agua para romper los enlaces de hidrógeno que garantizan la cohe-

rencia del líquido, de tal manera que las moléculas individuales adquieran la suficiente energía cinética para que pasen al estado gaseoso.

## LOS ESTOMAS

El estoma es el aparato mediante el cual la planta realiza los intercambios gaseosos con el medio: Captura  $\text{CO}_2$  de la atmósfera circundante y libera vapor de agua (transpiración) y oxígeno. Está formado por un par de células epidérmicas diferenciadas, normalmente reniformes, llamadas **células guarda**. Su disposición espacial permite formar una abertura entre ellas que se denomina **ostíolo**. En las gramíneas y ciperáceas, las células guarda tienen una forma particular y se organizan regularmente en filas paralelas en el sentido longitudinal de la hoja. La modificación del grado de apertura de los estomas hace variar la resistencia estomática a la difusión del vapor de agua y del gas carbónico. La resistencia a la difusión del oxígeno es más difícil de demostrar puesto que, como se dijo anteriormente, el oxígeno es muy abundante en la atmósfera.

### *Anatomía*

Al microscopio óptico, las células estomáticas se caracterizan por la presencia de una pared esquelética fuertemente cutinizada y engrosada en el lado proximal al ostíolo. La presencia de cloroplastos con granos de almidón diferencia las células guardas de otras células epidérmicas que no los contienen (con excepción de las pteridofitas y del café que los presenta en las células acompañantes).

La morfología, la distribución y la densidad de los estomas varía notablemente con la especie, la variedad y las condiciones de desarrollo de las plantas. Sus dimensiones son del orden de las decenas de  $\mu\text{m}$ . El número de estomas por unidad de superficie o densidad estomática puede ser nulo, como en la superficie superior de las hojas hipostomáticas, o como en la superficie superior de las hojas flotantes o epistomáticas, o de algunas unidades o decenas o centenas por  $\text{mm}^2$ .

En la mayor parte de las plantas anfiestomáticas la densidad estomática de la superficie superior es menor que la de la inferior ( $30 \text{ mm}^{-2}$  contra  $150 \text{ mm}^{-2}$  en **Pelargonium**). En las gramíneas como el trigo o el maíz, las densidades estomáticas en las dos superficies están muy próximas ( $100 - 110 \text{ m}^{-2}$  para el maíz). La densidad estomática depende de condiciones externas presentes durante el desarrollo de la planta y la diferenciación de los estomas. Por ejemplo, las altas intensidades lumínicas y las bajas humedades ambientales favorecen la diferenciación de estomas en mayor número pero de dimensiones más pequeñas. Es importante hacer notar que no se ha encontrado correlación entre la resistencia a la difusión y la densidad estomática. Las tentativas realizadas para seleccionar plantas con bajas densidades foliares con el objetivo de aumentar la resistencia a la pérdida de

agua por las hojas no han tenido éxito. El conocimiento de las leyes de la difusión de los gases a través de poros pequeños (paradoja de los poros) al igual que los fenómenos que se desarrollan en la capa límite de la superficie de la hoja permiten explicar tal fracaso.

### *Dinámica de la apertura estomática*

Los intercambios hídricos de las células vegetales se realizan como consecuencia de una diferencia de potencial hídrico  $\Delta\psi$ , su valor absoluto es proporcional a la succión y se expresa en bars. Clásicamente, para una célula vegetal, se tiene la relación

$$S = PO - PT$$

donde S es la succión, PO la presión osmótica y PT la presión de turgencia. Se ha demostrado que si

$$PT = 0$$

Los estomas se cierran (la célula se plasmoliza). Esta presión de turgencia se ejerce uniformemente sobre la pared de la célula guarda y la apertura estomática se inicia luego de que PT es superior a 2 bars aproximadamente. La célula acompañante suministra a la célula guarda la mayor parte del agua requerida y se hace necesario que

$$S_{\text{neta}} = S_{\text{célula guarda}} - S_{\text{célula acompañante}} \geq 0$$

Según la relación

$$S = PO - PT$$

La presión osmótica vacuolar de la célula estomática debe, entonces, aumentar. En estas condiciones, el incremento de la presión de turgencia que se ejerce sobre toda la pared celular desplaza la parte más delgada y más extensible de la pared externa hacia el exterior, la pared interna que es más rígida no puede ensancharse y es desplazada hacia el exterior, haciendo que el ostíolo se agrande. Este mecanismo de apertura estomática es diferente para las células guardas de las gramíneas.

La expansión de la célula guarda se limita por la presión de turgencia propia de las células acompañantes. Toda variación importante y rápida de la turgencia

de las células acompañantes induce variaciones en la amplitud del ostíolo sin que se produzca ninguna modificación fisiológica en las células guarda. Se dice que este tipo de movimiento es «pasivo» y se observa cuando la hoja sufre variaciones rápidas de su potencial hídrico, por pérdida o recuperación rápida de agua.

Por otro lado, la existencia de un ligero déficit de saturación en agua de la atmósfera induce con frecuencia un grado de apertura estomática superior al observado en presencia de una atmósfera saturada en vapor de agua. Desde el punto de vista fisiológico se puede considerar que el aparato estomático está constituido por el conjunto de células guarda y células acompañantes.

## **Influencia de los factores externos sobre los movimientos estomáticos**

### ***El agua***

El aumento de la presión de turgencia, necesaria para inducir la apertura estomática, no es posible si la planta no presenta un balance hídrico satisfactorio.

### ***Influencia del potencial hídrico foliar***

El potencial hídrico  $\psi$  medido en bars es negativo o nulo. Como se demostró anteriormente, el potencial hídrico más elevado es el del agua pura ( $\psi = 0$ ). El agua circula desde los potenciales más elevados ( máximo  $\psi = 0$  ) hacia los valores más bajos (ya que son negativos, entonces su valor absoluto es mayor). Cuando el potencial hídrico del suelo es alto, como en el caso de un suelo saturado o a capacidad de campo, el grado de apertura estomática depende muy poco del potencial hídrico foliar. Por el contrario, cuando el suelo se seca y su potencial hídrico disminuye, los estomas se cierran por debajo de un valor umbral de potencial hídrico foliar. Este umbral varía según las especies y las variedades, la edad de la hoja, del tiempo climático, de las condiciones de desarrollo de la planta, etc. El cierre estomático se produce en condiciones naturales cuando sobreviene un estrés hídrico durante un cierto tiempo, temporalmente cuando durante el curso del día la transpiración foliar o la evapotranspiración de la cubierta vegetal excede la capacidad de absorción de agua por la planta. Este es el caso del ***cierre estomático del medio día*** que se produce a la hora del día durante la cual la temperatura es más elevada lo que provoca un déficit de saturación de la atmósfera y como consecuencia una evaporación muy intensa. Esta regulación estomática de la transpiración, resulta benéfica para el balance hídrico pero, desafortunadamente, también produce una inhibición más o menos marcada de la producción fotosintética.



### **Efectos posteriores al estrés hídrico**

Si luego de un déficit hídrico prolongado y lo suficientemente importante como para que las hojas más sensibles se marchiten, se renueva la disponibilidad de agua, los estomas no alcanzan su grado de apertura máxima sino luego de una restauración progresiva de entre tres y cinco días. Este fenómeno maximiza las consecuencias de un estrés hídrico temporal.

Los estomas pueden responder a la acción de cierto número de factores externos, tales como la luz y el contenido de CO<sub>2</sub> del aire, si y solamente si el potencial hídrico foliar es superior al valor umbral.

### **La luz**

En general, los estomas se abren durante el día y se cierran durante la noche. Esta regla tiene sus excepciones en las cactáceas y crassuláceas, cuyos estomas se cierran en el día y se abren durante la noche. Es claro que esta particularidad que puede ser considerada como benéfica para la resistencia a la sequía está relacionada con el metabolismo CAM (metabolismo ácido de las crassuláceas). En ciertas plantas como la papa *Solanum tuberosum* se encuentran con frecuencia aperturas diurnas y nocturnas, y en ciertos casos, las temperaturas elevadas favorecen la apertura nocturna como en el caso del abrojo *Xanthium pennsylvanicum*. La apertura en presencia de la luz permite la nutrición carbonada de la planta. Sin embargo, es importante señalar que el efecto del espectro de acción de la luz sobre el grado de apertura estomática no es el mismo de la fotosíntesis y la eficacia máxima se obtiene hacia la región azul del espectro (439 nm). Las longitudes de onda de la porción roja del espectro que son eficaces para provocar la apertura estomática son las mismas que lo son para la fotosíntesis. Parece que la respuesta a la luz roja es debida a la luz absorbida por la clorofila, pero el efecto de la luz azul es independiente de la fotosíntesis. Varios investigadores han demostrado que la luz azul induce la absorción de iones K<sup>+</sup> por las células guarda, provocando su dilatación y por consiguiente su apertura.

Existe una controversia sobre el papel de la fotosíntesis a nivel de los cloroplastos de las células guarda. Por un lado algunos investigadores sostienen que las células guarda tienen capacidad de fotosintetizar y que esa fotosíntesis juega un papel importante en el control de la apertura y el cierre estomáticos. Sin embargo, aunque se ha detectado actividad fotosintética en protoplastos de células guarda aisladas, la tasa máxima es inferior a la tasa de respiración en la oscuridad. Por otro lado varios grupos de investigadores no han tenido éxito en la detección de actividad fotosintética en las células guarda. No obstante, mediante métodos inmunológicos se ha detectado la presencia de Rubisco, la principal enzima de carboxilación fotosintética.

Los argumentos en contra de la idea del papel de la fotosíntesis a nivel de los cloroplastos de las células guarda se basan en consideraciones cuantitativas. En

efecto, las células guarda sólo tienen un máximo del 3% de la clorofila presente en cualquier célula típica del mesófilo y se ha podido establecer que las células guarda producen por fotosíntesis sólo un 2% de los solutos necesarios para la regulación de la apertura y cierre estomáticos, cantidad que es insignificante para este propósito.

### ***La concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera***

El contenido promedio de CO<sub>2</sub> en la atmósfera es actualmente de 355 ppm (0.0355 %) y sufre fluctuaciones mensurables durante el curso del día en un cultivo que fotosintetice activamente. Por otro lado, si se suprime el CO<sub>2</sub> del aire en la oscuridad y a condición de que los intercambios gaseosos se puedan realizar (estomas incompletamente cerrados), los estomas cerrados en aire normal, se abren. En estas condiciones, se puede pensar que la apertura estomática en presencia de la luz sería provocada por la disminución en el contenido en CO<sub>2</sub> debida al consumo fotosintético por las células del parénquima.

### ***Otros efectos del medio sobre el mecanismo estomático***

Los estomas de una gran cantidad de especies muestran una alta sensibilidad a la humedad ambiental. Se cierran cuando la diferencia entre el contenido de vapor del aire y el contenido de agua en los espacios intercelulares supera un valor umbral o nivel crítico.

Las altas temperaturas (30 a 35°C) inducen el cierre estomático en muchas especies, lo cual puede ser una respuesta indirecta al estrés hídrico o al incremento del CO<sub>2</sub> interno provocado por el aumento en la tasa respiratoria de los tejidos foliares.

En ocasiones, cuando se expone la hoja a brisa ligera, los estomas se cierran parcialmente, probablemente debido a que les llega más CO<sub>2</sub>, lo cual aumenta la tasa de difusión hacia el interior de la hoja. El viento incrementa la tasa transpiratoria, induce estrés hídrico y consecuentemente el cierre estomático.

### ***Mecanismos de control del cierre y apertura de los estomas***

Durante muchos años, se ha aceptado que la responsabilidad del hecho de que las células guarda absorban agua y los ostíolos se abran, recae sobre la modificación de las condiciones osmóticas, tanto de las células guarda como de las células acompañantes. Existen tres variantes implicadas: (1) Si el potencial osmótico de las células guarda se hace más negativo que el de las células acompañantes, el agua se desplaza desde las células acompañantes hacia las células guarda, mediante el proceso de difusión (ósmosis) induciendo un incremento de la presión sobre las paredes celulares por efecto de la turgencia (2) La turgencia se debe a una disminución de la resistencia de la pared de la célula guarda al estiramiento, lo cual hace que la presión en el interior disminuya permitiendo la absorción de

más agua (3) Las células acompañantes pueden contraerse de tal forma que se reduce la presión sobre las células guarda.

Parece, sin embargo, que la modificación de las condiciones osmóticas sólo contribuye en parte al mecanismo de cierre y apertura estomáticos, ya que las mediciones del potencial osmótico de las células guarda han demostrado que se hace más negativo cuando los estomas se abren. Se han obtenido valores de -1.9 MPa para el potencial osmótico de las células guarda de haba *Vicia faba* cuando los estomas están cerrados y de -3.5 MPa cuando están abiertos. Las células guarda aumentaron su volumen casi al doble, pero a pesar de que debiera esperarse un efecto de dilución, lo que se observa es un aumento en la concentración de solutos en el interior de la célula guarda que da como resultado una transferencia osmótica de agua desde las células acompañantes a las células guarda. En este punto puede surgir la pregunta: ¿Cuál es la causa del cambio en el potencial osmótico de las células guarda que hace que se abran los estomas?

### ***Teoría clásica del mecanismo del movimiento estomático***

No hay discusión acerca del efecto de la luz sobre el contenido en  $\text{CO}_2$  ni acerca de la necesidad del aumento en la presión osmótica de las células guarda para que se abra el estoma. Sin embargo, la teoría no explica claramente cuál es el papel del  $\text{CO}_2$  ni las variaciones en el contenido de almidón sobre el cambio en pH.

En efecto, las variaciones en la concentración del  $\text{CO}_2$  entre 0.0355 % y 0 no pueden inducir directamente sino una variación en algunas décimas de unidad de pH mientras que las variaciones observadas son del orden de dos unidades de pH (se debe recordar que el pH es el logaritmo inverso de la concentración de  $\text{H}^+$ ) en el contenido vacuolar. Como las enzimas funcionan según su compartimentación dentro de la célula, entonces no se debe extrapolar la medida de la variación del pH en el sitio de acción de la enzima, a partir de la medida del pH vacuolar.

Los efectos del  $\text{CO}_2$  sobre el pH vacuolar se pueden explicar por los procesos de carboxilación que dan como resultado la síntesis de ácidos orgánicos.

El contenido en almidón de las células guarda sufre fluctuaciones inversas a las observadas en los cloroplastos de las células del mesófilo, lo cual puede implicar que el almidón de las células guarda probablemente no es sintetizado a partir de la fotosíntesis realizada por los cloroplastos de las células estomáticas. No se ha observado correlación entre el contenido en almidón y el grado de apertura estomática. Por otro lado, ciertos movimientos rápidos de los estomas se pueden llevar a cabo sin cambios mensurables en el contenido de almidón. La acción de la fosforilasa, que utiliza como sustrato un Pi, da como resultado un efecto nulo sobre la concentración osmótica. Para que haya un aumento notable en la concentración osmótica por hidrólisis del almidón es necesaria la presencia de una fosfatasa alcalina o de polifosfatos cuya existencia no ha sido demostrada.

Los datos anteriores muestran la insuficiencia de la teoría clásica para explicar completamente los mecanismos de cierre y apertura estomáticos, de tal manera que se deben tener en cuenta otros resultados de la investigación para presentar un cuadro más explicativo.

### ***Papel de los iones $K^+$***

Los estomas se abren debido al aumento del potencial hídrico en las células guarda por el ingreso de agua desde las células acompañantes, ocasionado por un aumento en la concentración osmótica. La evidencia experimental muestra que a medida que los estomas se abren, hay un flujo de iones  $K^+$  desde las células acompañantes hacia las células guarda. La cantidad de  $K^+$  que se acumula en las células guarda es suficiente para explicar la apertura estomática a condición de que por cada  $K^+$  haya un anión capaz de mantener la neutralidad electrostática. Se han observado incrementos en la concentración de  $K^+$  de hasta 0.5 M que son suficientes para reducir el potencial hídrico en el interior de las células guarda en unos 2.0 MPa haciendo que el agua pase por difusión desde las células acompañantes. En la mayoría de los casos estudiados, la apertura estomática y el ingreso de  $K^+$  a las células guarda están altamente correlacionados.

Para mantener la carga eléctrica pueden suceder tres fenómenos que no se excluyen entre ellos: (1) la célula libera al exterior cargas positivas (otros cationes como el  $H^+$ ) (2) absorbe aniones conjuntamente con el  $K^+$  y (3) sintetiza ácidos orgánicos que se ionizan y neutralizan los  $K^+$ . Sin embargo, los resultados muestran que el anión  $Cl^-$  que se intercambia en algunas plantas en cantidad significativa no es suficiente por sí solo para contrabalancear el ingreso de  $K^+$ . En estas condiciones, la síntesis de ácido málico luego de la apertura estomática permitiría neutralizar el exceso de cargas positivas y el  $H^+$  que aparece luego de la disociación de los ácidos orgánicos sería excretado en la célula acompañante.

### ***El papel del ácido abscísico***

A comienzos de 1970 se efectuó una observación de la misma magnitud que la captación del  $K^+$  para explicar el mecanismo de cierre y apertura estomáticos. Cuando se aplica a la lámina foliar ácido abscísico (ABA), un fitorregulador u hormona vegetal, en concentraciones cercanas a 1.0  $\mu M$ , los estomas se cierran. Por otro lado, también se observó que cuando las hojas se someten a estrés hídrico, el ABA se acumula en los tejidos y cuando la desecación de las hojas ocurre lentamente, el ABA se acumula antes que los estomas se cierren, lo que sugiere que el cierre de los estomas como respuesta al estrés hídrico en la hoja es mediado por el ABA.

En sistemas simples a temperaturas constantes, el potencial hídrico resulta de las acciones combinadas pero opuestas de los potenciales de presión ( $\psi_p$ ) y osmótico ( $\psi_s$ ).

$$\psi = \psi_p + \psi_s$$

De ( $\psi = P + s$ ).

La presión puede tener cualquier valor. Por convención  $P = 0$  ( $\psi_p = 0$ ) a la presión atmosférica. Un incremento en la presión ocasiona una presión positiva y la tensión da como resultado una presión negativa. Normalmente, la presión es positiva en las células vivas, pero es negativa en los componentes muertos del xilema o en el suelo. El potencial osmótico ( $\psi_s$ ) siempre es negativo o cero en el agua pura, ya que al agregar cualquier soluto el potencial hídrico disminuye por debajo del potencial hídrico del agua pura. Entonces, el potencial hídrico ( $\psi$ ) puede ser negativo, cero o positivo, debido a que la presión puede ser positiva y muy elevada y el potencial osmótico puede ser cero o negativo.

La ecuación

$$\psi = \psi_p + \psi_s$$

incluye los tres factores más importantes para las relaciones hídricas de las plantas: Potencial del soluto, presión y potencial hídrico. Se ha establecido que cualquier cambio en cualquiera de estos factores puede controlar la producción de ABA.

Se ha encontrado una abrumadora evidencia de que los estomas se cierran aun cuando las hojas no sufran estrés hídrico, sino cuando son las raíces las que sufren el estrés hídrico, lo cual sugiere que el cierre de los estomas obedece a una señal que proviene de las raíces y cada vez se encuentra mayor evidencia de que esta señal es el ABA.

Los contenidos de ABA no se miden dentro de las células guarda sino en el tejido foliar general, lo cual puede implicar que el ABA, que tiene múltiples funciones dentro de la planta, actúa de modo indirecto. La correlación entre el contenido en ABA y la apertura estomática no siempre es alta, particularmente cuando se suministra agua luego de un período de estrés hídrico. Para algunos investigadores el ABA puede interferir con el  $\text{CO}_2$  en el movimiento estomático y puede aumentar la sensibilidad de los estomas al gas carbónico. Esto puede explicar por qué las velocidades de los movimientos estomáticos y particularmente la velocidad de cierre es mayor en atmósfera seca que en atmósfera húmeda, mientras que el ABA no interviene cuando hay reducciones rápidas e importantes del potencial hídrico. De todos modos, el ABA no puede explicar sino los mecanismos del movimiento de los estomas relacionados con las variaciones del potencial hídrico foliar.

## El ascenso del agua en las plantas

Los árboles más altos conocidos son las secuoias californianas *Sequoia sempervirens* y los eucaliptos *Eucalyptus regnans* australianos, que han llegado a medir hasta 143 m con diámetros de hasta 6 m. En cualquiera de estos casos, el agua debe trasladarse desde el suelo hasta una distancia vertical de más de 120 m en la parte superior.

### La presión atmosférica

Si se tiene en cuenta que una bomba de vacío sólo puede elevar agua hasta la altura barométrica, que es la altura sostenida desde abajo por la presión atmosférica (una atmósfera que es la fuerza ejercida por una columna de aire de  $1 \text{ cm}^2$  de sección sobre un cuerpo a nivel del mar y que equivale a la fuerza ejercida por una columna de agua de 10.3 m de altura y  $1 \text{ cm}^2$  de sección sobre una superficie a nivel del mar). Lo anterior quiere decir que si se sella por una extremidad un tubo largo de  $1 \text{ cm}^2$  de sección, luego se llena con agua y se pone vertical con el extremo sellado arriba, la presión atmosférica sostendrá la columna de agua sólo hasta 10.3 m. A una altura superior, la columna de agua se rompe. A esta altura, dentro del tubo, la presión es igual a la presión de vapor de agua a la temperatura ambiente (17.5 mm de Hg ó 2.3 kPa = 0.0023 MPa a 20°C). Por encima de esta altura el agua se vuelve vapor. A una presión de cero (al vacío) el agua ebulle aún a 20°C (en realidad hierve a una presión de 0.61 kPa, que es la presión de vapor a 0°C). Con una atmósfera de presión se sostiene una columna de mercurio de 760 mm de altura; con 0.1 MPa o 1.0 bar se sostiene una columna de agua de 10.2 m de altura o 750 mm de mercurio de  $1 \text{ cm}^2$  de sección.

Para elevar el agua desde el nivel del suelo a la parte superior de una secuoia de 115 m se puede requerir de una presión en la base de unas 10.9 atmósferas (1.11 MPa) a la cual se le debe agregar una presión adicional para superar las resistencias al flujo ocasionadas por los tejidos del vegetal que puede ser de igual magnitud a la conveniente para elevar el líquido. Entonces se necesita una presión de unos 2.2 MPa (1.1 + 1.1). En el caso del árbol más alto que se registra históricamente (150 m) se debieron necesitar alrededor de unos 3.0 MPa. Como se puede deducir fácilmente, la presión atmosférica (0.1 MPa) no puede ser la responsable del ascenso del agua en las plantas más altas.

### La presión radical

Como resultado de la actividad metabólica de la raíz, se ha encontrado que existe una **presión radical**. En las trepadoras se puede observar que el agua es impulsada desde la raíz a una presión considerable, que corresponde a valores entre 0.5 y 0.6 MPa, sin embargo, en la mayoría de las especies, esta presión no excede los 0.1 MPa. La presión radical se registra en todas las plantas pero sólo cuando hay abundante agua en el suelo y con una humedad ambiental alta o sea

en condiciones en las cuales la transpiración o es muy baja o no se presenta. En estas condiciones se produce el fenómeno de la **gutación** que es la exudación de gotas de agua por los **hidátodos** que son aberturas en las puntas o bordes de las hojas en plantas herbáceas o en los pastos. La presión radical no se presenta en plantas con suelos secos o con atmósferas con baja humedad relativa, ya que el agua presente en los tallos se halla bajo tensión más que bajo presión. Las velocidades de desplazamiento debidas a la presión radical son muy bajas y no sirven para explicar el movimiento total del agua en los árboles.

### **La capilaridad**

La capilaridad es la interacción entre las superficies de contacto de un líquido y un sólido que distorsiona la superficie planar del líquido. Esta interacción genera una fuerza que explica el ascenso de los líquidos por tubos de diámetro muy pequeño. La fuerza se genera debido a que el líquido humedece la superficie del tubo por adhesión y es atraído hacia arriba formando un **menisco** curvo en la parte superior de la superficie del líquido.

De acuerdo con la fórmula

$$h = 2\sigma \cos \theta / \rho r g$$

donde

h = altura de la columna

$\sigma$  = tensión superficial

$\theta$  = ángulo de contacto

$\rho$  = densidad del agua

r = radio del tubo capilar

g = constante gravitatoria

Es sencillo demostrar que el agua sube más fácilmente en los tubos con diámetro pequeño y al mismo tiempo es fácil calcular que el agua asciende a una altura menor de 50 cm en los tubos del xilema de los tallos vegetales, de modo que no puede explicar el ascenso del agua en los árboles más altos. Además, si se tiene en cuenta que en un tubo capilar pequeño el agua asciende gracias al menisco de la parte superior de la superficie del líquido, y que las células del xilema de las plantas se llenan de agua, entonces no se puede presentar un menisco abierto, por lo tanto es imposible que el agua ascienda en las plantas por capilaridad.

## TEORIA COHESO-TENSO-TRANSPIRATORIA

El modelo coheso-tenso-transpiratorio fue formulado casi a finales del siglo XIX, pero debido a que se desconocía la estructura del agua líquida y por tanto su cohesión, el modelo fue muy discutido en ese entonces. Los datos experimentales acumulados hasta el presente apoyan la verosimilitud del modelo.

Esta teoría se sustenta sobre tres elementos básicos:

- 1) La fuerza impulsora
- 2) La hidratación o adhesión
- 3) La cohesión del agua.

La fuerza impulsora está constituida por el gradiente de potencial hídrico cada vez más negativo entre el suelo, la planta y la atmósfera. El agua asciende desde el suelo, a través de la epidermis, la corteza y la endodermis pasando hacia los tejidos vasculares de la raíz y sube por el xilema hasta las hojas y por último pasa por los estomas a la atmósfera mediante el proceso de la transpiración. El sistema funciona debido a la estructura de los tubos de diámetro pequeño y de paredes gruesas con alta resistencia mecánica, los bajos potenciales osmóticos de las células vivas del tallo y las hojas y las propiedades hidratantes de las paredes celulares principalmente de las hojas. La **fuerza de adhesión** que hay entre las paredes celulares y las moléculas de agua se debe a los puentes de hidrógeno que se generan entre las moléculas de agua y los componentes orgánicos de las paredes celulares como la celulosa y la lignina.

La clave del funcionamiento del modelo es la **fuerza de cohesión** entre las moléculas de agua que es generada por el enorme número de puentes de hidrógeno presentes en un instante  $t$  durante el proceso de ascenso. Las fuerzas de cohesión son tan grandes que el agua presenta una resistencia tensil muy elevada. El proceso transpiratorio se produce cuando la diferencia de potencial hídrico entre la superficie del agua de la cámara subestomática y el aire que rodea la hoja hace que el agua pase espontáneamente desde el interior de la hoja hasta la atmósfera a través de los estomas. Este fenómeno genera una gran fuerza de tracción que se transmite por todo el continuo desde la hoja hasta el suelo, pasando por el tronco y las raíces.

### ***El potencial hídrico atmosférico***

El aire seco tiene una gran capacidad para absorber vapor de agua. Cuando la humedad relativa del aire disminuye por debajo del 100% la afinidad del aire por el agua se aumenta fuertemente, lo cual se puede evidenciar con la rápida caída del potencial hídrico ( $\psi$ ) del aire cada vez más seco. Con una humedad relativa del 100% a cualquier temperatura el potencial hídrico del aire es igual a cero. Cuando la humedad relativa del aire es de 98% a 20°C, el potencial hídrico del



aire disminuye hasta - 2.72 MPa , que son suficientes para elevar una columna de agua hasta una altura de 277 m. A 90% de humedad relativa,  $\psi = - 14.2$  MPa ; a 50% de humedad relativa del aire,  $\psi = - 93.5$  MPa y a 10% de humedad relativa,  $\psi = - 311$  MPa. Como el  $\psi$  hídrico del agua del suelo disponible para las plantas rara vez se encuentra por debajo de - 1.5 MPa, entonces no se necesita que el aire esté muy seco para generar un gradiente de potencial hídrico pronunciado desde el suelo pasando por la planta hasta la atmósfera. Aun con el suelo muy húmedo, se puede establecer un gradiente de potencial hídrico cuando la humedad relativa del aire es de 99%.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BOYER, J.S. 1966. *Isopiestic technique: Measurement of accurate leaf water potentials*. Science 154: 1459 - 1460.
- GARAVITO, N.F. 1979. *Propiedades químicas de los suelos*. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Bogotá. 321 p.
- GONZÁLEZ, A. 1983. *Anotaciones sobre física de suelos*. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Palmira. 108 p.
- HELLER, R. 1969. *Biologie végétale. II. Nutrition et métabolisme*. Masson et Cie. Editeurs, París. 578 p.
- KRAMER, P.J. 1969. *Plant and soil water relationships*. McGraw-Hill, New York.
- LAMBERT, J. 1980. *Cours de fertilisation*. Faculté des Sciences Agronomiques, Université Catholique de Louvain, Belgique. Ire. Partie.
- LARCHER, W. 1975. *Physiological plant ecology*. Springer Verlag, Berlin.
- LEDENT, J.F. *Physiologie végétale*. Diffusion Universitaire CIACO. Faculté des Sciences Agronomiques, Université Catholique de Louvain, Belgique.
- LÓPEZ, Y. 1983. *Curso de nutrición mineral de las plantas: El agua en la planta (Absorción y transporte)*. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Palmira.
- LOUGUET, P. 1978. *Les stomates: Caractères principaux et mécanismes de leur mouvement*. In *Photosynthèse et production végétale*. Ed. par C. Costes. Gauthier-Villars, Paris.
- MAZLIAK, P. 1974. *Physiologie végétale: Nutrition et métabolisme*. Hermann, Paris. Collection Méthodes. 350 p.
- NOBEL, P.S. 1974. *Introduction to biophysical plant physiology*. W.H. Freeman and Company. San Francisco. 488 p.
- RICHTER, H. 1997. *Water relations of plants in the field: Some comments on the measurement of selected parameters*. J. of Exp. Bot. 48 (306) : 1 - 7
- SALISBURY, F.B.; C.L. ROSS. 1994. *Fisiología vegetal*. Grupo Editorial Iberoamericana. México D.F. 759 p.
- SAVAGE, M. J. 1996. *Basic thermodynamic quantities*. In Units, symbols and terminology for plant physiology: A reference for presentation of research results in plant sciences. Ed. by F. B. Salisbury, Oxford University Press, New York.
- SUTCLIFFE, J.F. 1979. *Plants and water*. Institute of Biology's Studies in Biology No.14. Edward Arnold Publishers, London.

Ciencias Naturales Aplicadas (SNAP) de la Universidad Católica de Lovaina (Louvain-la-Neuve, Bélgica) y de Doctorado en Ciencias Agronómicas (Fisiología Vegetal) en la Facultad de Agronomía del mismo centro universitario. El profesor López ha sido Investigador Invitado en Fisiología de la Fotosíntesis en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) y en el Centro Nacional de Investigaciones de Café de la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia.

Uno de los aspectos más importantes de la producción de cultivos es el relacionado con la interacción agua-suelo-planta-atmósfera, y casi se puede sostener que la Fisiología de Cultivos es la fisiología de las relaciones hídricas ya que, de todos los factores que intervienen en el proceso de acumulación de materia seca, el agua es el más limitante. Este texto intenta presentar a los profesionales y estudiantes en ciencias agrarias, una visión integrada y sencilla de los aspectos más importantes de las relaciones hídricas de las plantas de cultivo.

ISBN 958-8095-05-0



9 789588 095059 >