

El sistema hidráulico de plantas

Curso de laboratorio *Mediciones de hidráulica de plantas con el XyloPlus y la bomba de Scholander*

Roman Link

Department of Plant Ecology and Ecosystem Research
Georg August University of Göttingen

27 de noviembre de 2017



Estructura de la presentación

- 1 Transporte de agua en plantas
- 2 El potencial hídrico
- 3 Conductividad hidráulica
- 4 Curvas de vulnerabilidad
- 5 Referencias



Funciones de agua en plantas

- Medio fluido del citoplasma: entorno para reacciones bioquímicas
- Transporte de nutrientes disueltos de las raíces hasta las hojas
- Fotosíntesis ($6 \text{ CO}_2 + 6 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$)



Funciones de agua en plantas

- Medio fluido del citoplasma: entorno para reacciones bioquímicas
- Transporte de nutrientes disueltos de las raíces hasta las hojas
- Fotosíntesis ($6 \text{ CO}_2 + 6 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$)



Funciones de agua en plantas

- Medio fluido del citoplasma: entorno para reacciones bioquímicas
- Transporte de nutrientes disueltos de las raíces hasta las hojas
- Fotosíntesis ($6 \text{ CO}_2 + 6 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$)



Funciones de agua en plantas

- Medio fluido del citoplasma: entorno para reacciones bioquímicas
- Transporte de nutrientes disueltos de las raíces hasta las hojas
- Fotosíntesis ($6 \text{ CO}_2 + 6 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$)

Área de investigación: relaciones de agua de plantas

Estudios de las estrategias de plantas para
estabilizar su balance de agua

¿Son plantas ineficientes en su uso de agua?

- Alrededor de 90 % de la agua usada por una planta están perdidos por transpiración para poder absorber CO₂ (Kramer & Boyer, 1995)
- 1 g de material orgánico ← ca. 500 g de agua



¿Son plantas ineficientes en su uso de agua?

- Alrededor de 90 % de la agua usada por una planta están perdidos por transpiración para poder absorber CO₂ (Kramer & Boyer, 1995)
- 1 g de material orgánico ← ca. 500 g de agua

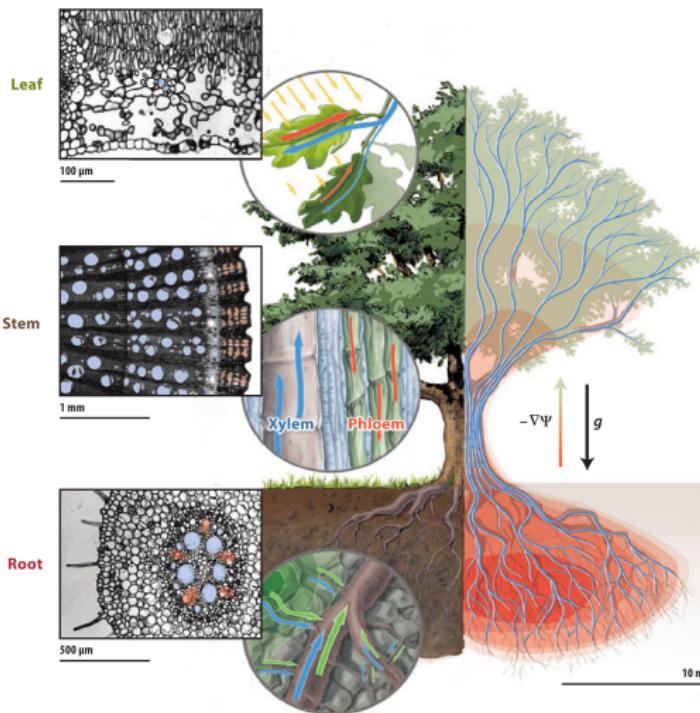


¿Son plantas ineficientes en su uso de agua?

- Alrededor de 90 % de la agua usada por una planta están perdidos por transpiración para poder absorber CO₂ (Kramer & Boyer, 1995)
 - 1 g de material orgánico ← ca. 500 g de agua
- ⇒ Productividad de plantas depende de la disponibilidad de agua

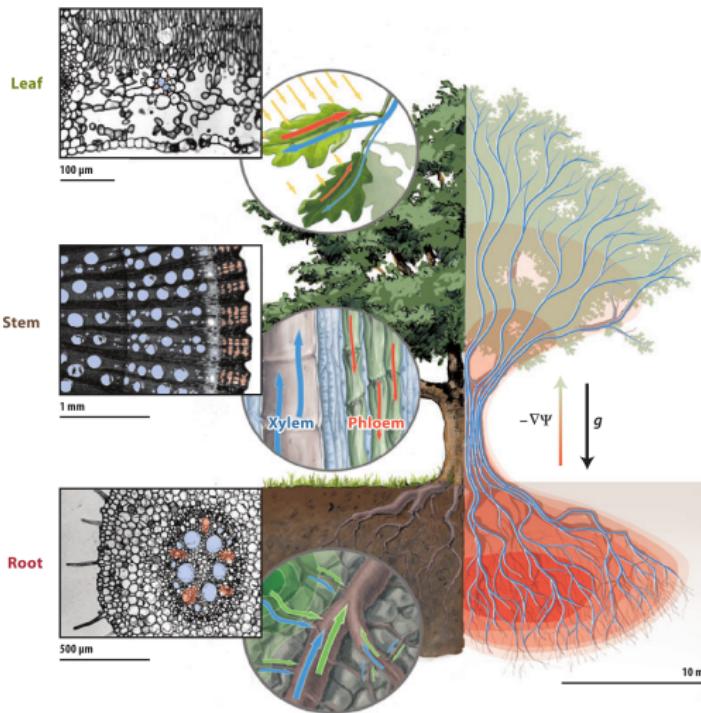


Transporte de agua en el xilema



- Fuerza impulsora del transporte de agua en plantas: **VPD** (déficit de presión de vapor)
- Mecanismo de cohesión y tensión: columnas continuas de agua desde las raíces hasta las hoja

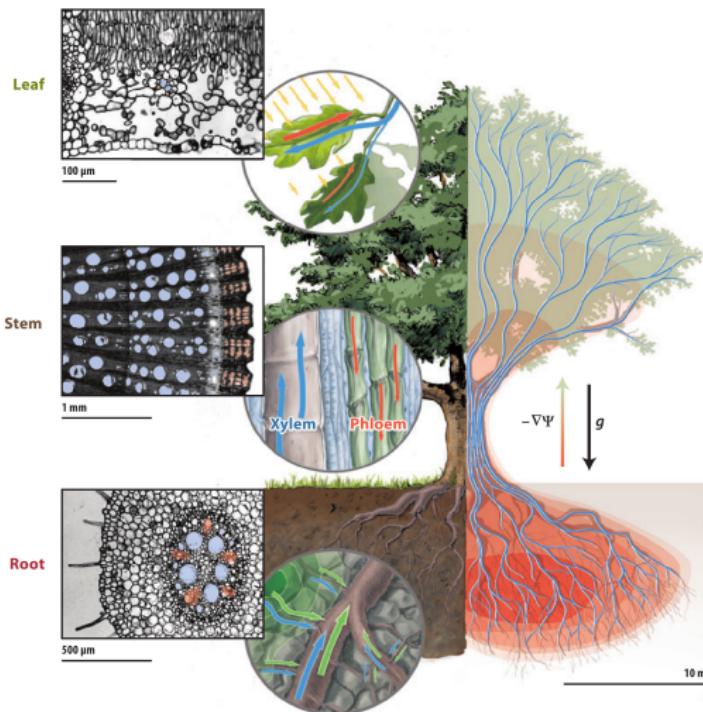
Transporte de agua en el xilema



- Fuerza impulsora del transporte de agua en plantas: **VPD** (déficit de presión de vapor)
- **Mecanismo de cohesión y tensión:** columnas continuas de agua desde las raíces hasta las hoja

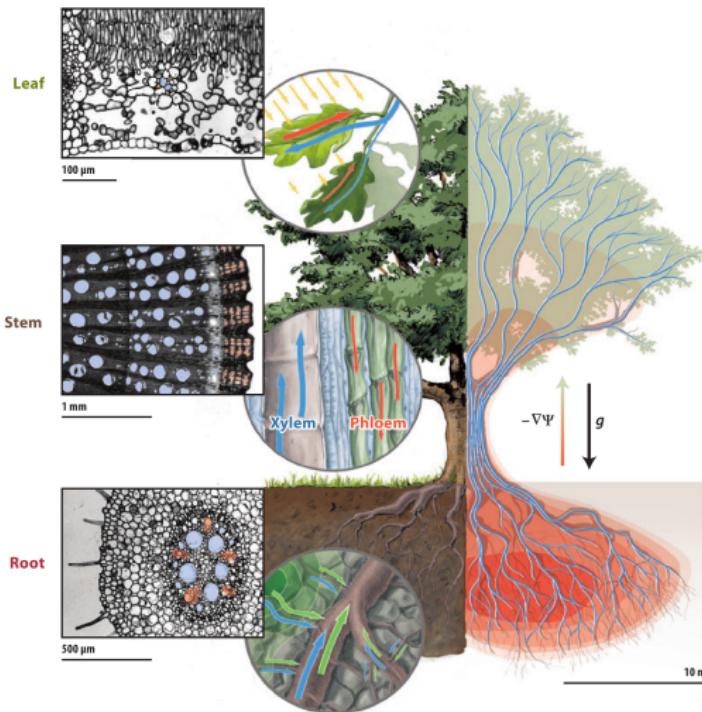


Transporte de agua en el xilema



- Fuerza impulsora del transporte de agua en plantas: **VPD** (déficit de presión de vapor)
 - Mecanismo de cohesión y tensión: columnas continuas de agua desde las raíces hasta las hoja
- Líquido bajo presión negativa: **estado meta-estable**

Transporte de agua en el xilema



5/27

Ilustración: Stroock et al., 2014

- Fuerza impulsora del transporte de agua en plantas: **VPD** (déficit de presión de vapor)
- Mecanismo de cohesión y tensión: columnas continuas de agua desde las raíces hasta las hojas
- Líquido bajo presión negativa: **estado meta-estable**
- Si la presión se vuelve demasiado negativa: **riesgo de embolias & perdida de conductividad**

El déficit de presión de vapor (VPD)

- Diferencia entre la presión de vapor saturado (VP_{sat}) y la presión de vapor actual (VP_{air})

$$VPD = VP_{sat} - VP_{air}$$

- VP_{air} se puede calcular a base de la humedad relativa (rh)

$$\begin{aligned} VPD &= VP_{sat} - VP_{sat} \cdot rh/100 \\ &= VP_{sat} \cdot (1 - rh/100) \end{aligned}$$

- VP_{sat} depende directamente de la temperatura

El déficit de presión de vapor (VPD)

- Diferencia entre la presión de vapor saturado (VP_{sat}) y la presión de vapor actual (VP_{air})

$$VPD = VP_{sat} - VP_{air}$$

- VP_{air} se puede calcular a base de la humedad relativa (rh)

$$\begin{aligned} VPD &= VP_{sat} - VP_{sat} \cdot rh/100 \\ &= VP_{sat} \cdot (1 - rh/100) \end{aligned}$$

- VP_{sat} depende directamente de la temperatura

El déficit de presión de vapor (VPD)

- Diferencia entre la presión de vapor saturado (VP_{sat}) y la presión de vapor actual (VP_{air})

$$VPD = VP_{sat} - VP_{air}$$

- VP_{air} se puede calcular a base de la humedad relativa (rh)

$$\begin{aligned} VPD &= VP_{sat} - VP_{sat} \cdot rh/100 \\ &= VP_{sat} \cdot (1 - rh/100) \end{aligned}$$

- VP_{sat} depende directamente de la temperatura

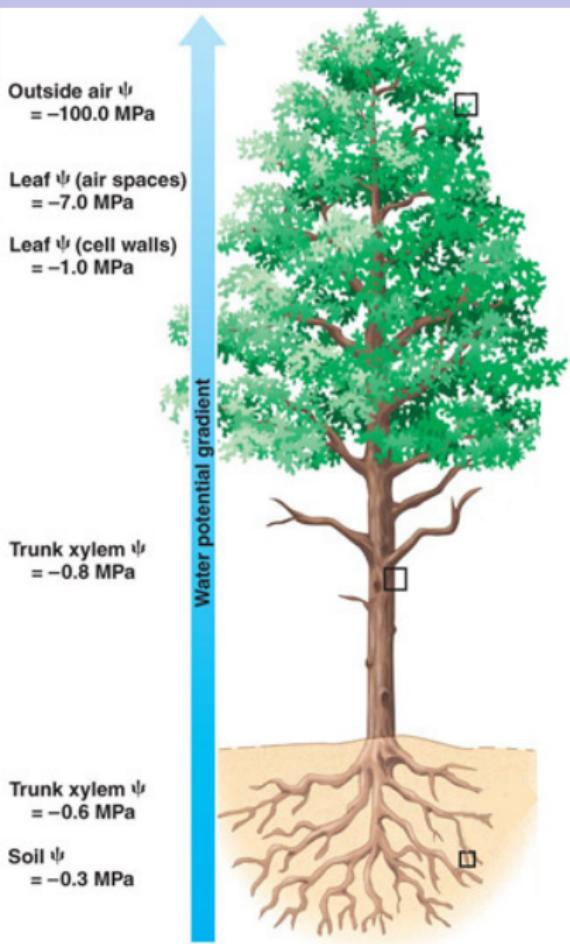
⇒ La temperatura determina la demanda transpirativa de plantas

El potencial hídrico

Potencial hídrico

La energía potencial de agua por unidad de volumen en relación a agua pura en condiciones de referencia

- Concepto muy útil para analizar el flujo de agua en el **continuo de suelo, planta y atmósfera**
- Flujo siempre dirigido hacia potenciales más negativos
- Transporte completamente pasivo, basado en principio de equilibrio

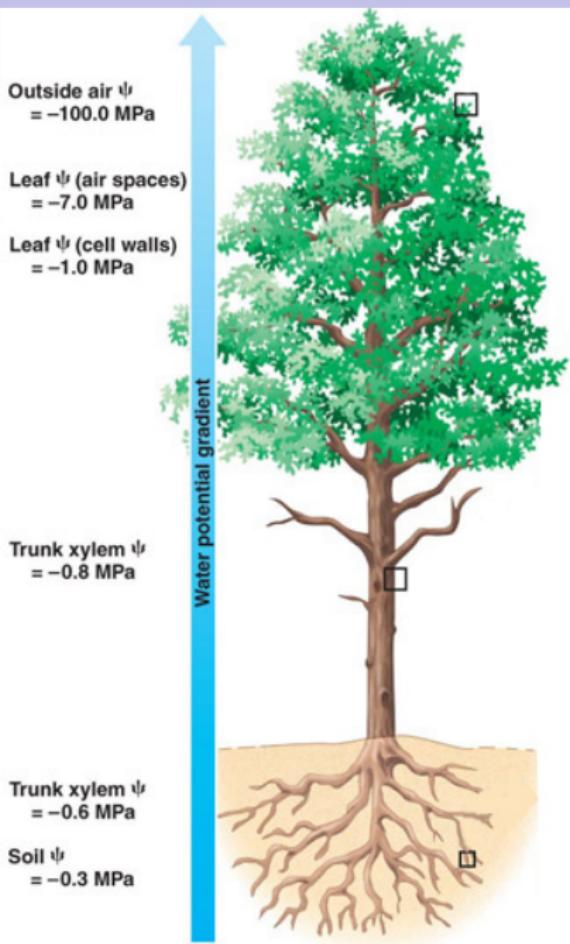


El potencial hídrico

Potencial hídrico

La energía potencial de agua por unidad de volumen en relación a agua pura en condiciones de referencia

- Concepto muy útil para analizar el flujo de agua en el **continuo de suelo, planta y atmósfera**
- Flujo siempre dirigido hacia potenciales más negativos
- Transporte completamente pasivo, basado en principio de equilibrio

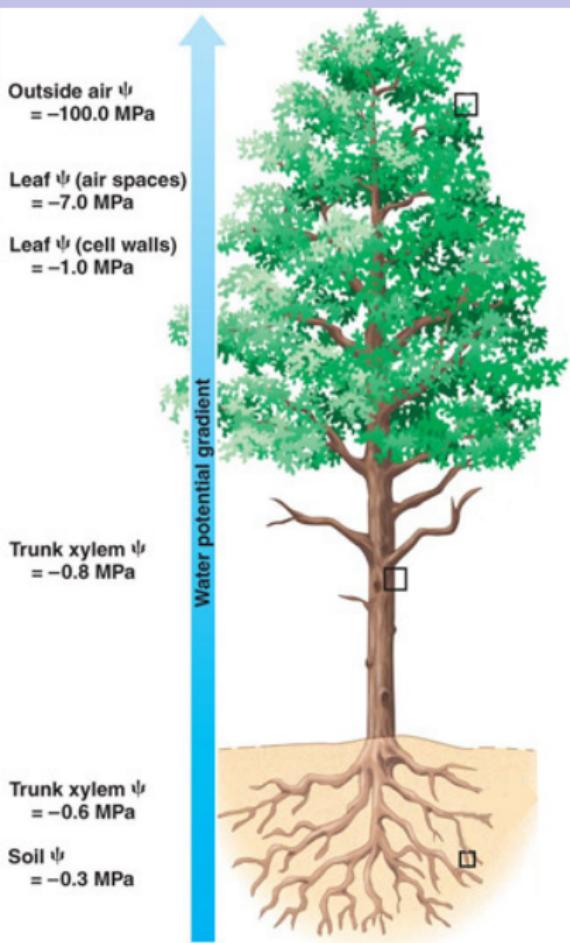


El potencial hídrico

Potencial hídrico

La energía potencial de agua por unidad de volumen en relación a agua pura en condiciones de referencia

- Concepto muy útil para analizar el flujo de agua en el **continuo de suelo, planta y atmósfera**
- Flujo siempre dirigido hacia potenciales más negativos
- Transporte completamente pasivo, basado en principio de equilibrio

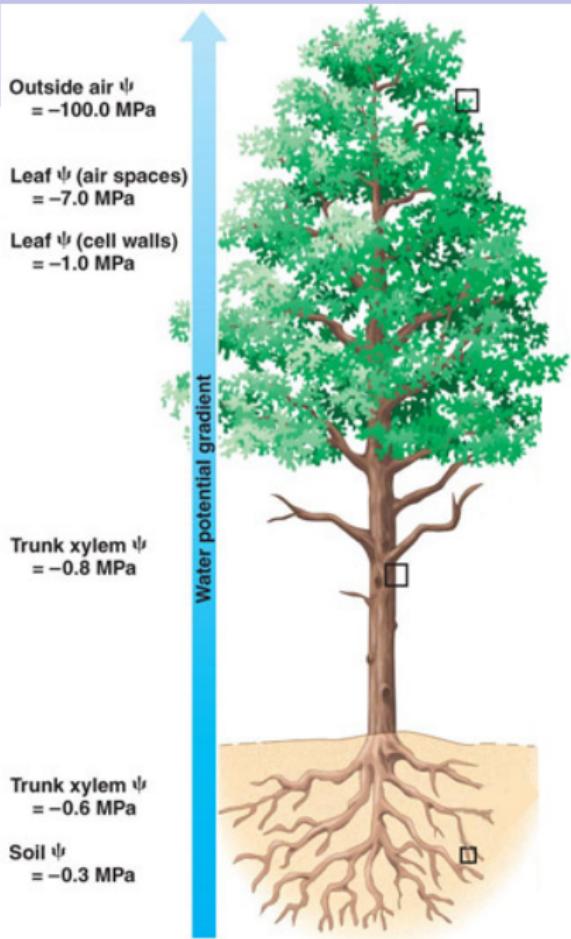


El potencial hídrico

Potencial hídrico

La energía potencial de agua por unidad de volumen en relación a agua pura en condiciones de referencia

- Concepto muy útil para analizar el flujo de agua en el **continuo de suelo, planta y atmósfera**
- Flujo siempre dirigido hacia potenciales más negativos
- Transporte completamente pasivo, basado en principio de equilibrio**



Componentes del potencial hídrico

$$\Psi = \Psi_0 + \Psi_\pi + \Psi_p + \Psi_s + \Psi_v + \Psi_m$$

Ψ_0 Potencial de referencia

Ψ_π Componente osmótico

Ψ_p Componente presión

Ψ_s Componente gravitacional

Ψ_v Potencial en relación a la humedad

Ψ_m Potencial según fuerzas mátricas (cohesión, capilaridad & tensión superficial)



Componentes del potencial hídrico

$$\Psi = \Psi_0 + \Psi_\pi + \Psi_p + \Psi_s + \Psi_v + \Psi_m$$

Ψ_0 Potencial de referencia

Ψ_π Componente osmótico

Ψ_p Componente presión

Ψ_s Componente gravitacional

Ψ_v Potencial en relación a la humedad

Ψ_m Potencial según fuerzas mátricas (cohesión, capilaridad & tensión superficial)



El potencial hídrico se expresa en unidades de presión (MPa)

Componentes del potencial hídrico

Ejemplos

- **Potencial osmótico Ψ_π :** Potenciales en dependencia de la concentración c de una sustancia en solución
 - $c = 0,01 \text{ mol L}^{-1} \rightarrow \Psi_\pi = -0,027 \text{ MPa}$
 - $c = 1,00 \text{ mol L}^{-1} \rightarrow \Psi_\pi = -2,270 \text{ MPa}$
- **Potencial de presión Ψ_p :**
 - Turgencia: positivo
 - Tensión: negativo
 - ⇒ Presión hidrostática
- **Potencial gravitacional Ψ_s :**
$$\Psi_g = \rho \cdot g \cdot h \approx 0,01 \text{ MPa m}^{-1}$$



Componentes del potencial hídrico

Las tres componentes más importantes para el movimiento de agua en plantas a largas distancias:

- Presión de raíces (potencial osmótico)
- Capilaridad (potencial mátrico)
- Transpiración (potencial de presión)



Mediciones de potenciales hídricos

Bomba de Scholander



Conductividad hidráulica

Pregunta de motivación:

- ¿Si la productividad depende de la disponibilidad de agua, porque las plantas no simplemente maximizan la cantidad de agua que llega a las hojas?
- ¿Conductividad más alta → más crecimiento?



Conductividad hidráulica

Pregunta de motivación:

- ¿Si la productividad depende de la disponibilidad de agua, porque las plantas no simplemente maximizan la cantidad de agua que llega a las hojas?
- ¿**Conductividad** más alta → más crecimiento?



Conductancia y conductividad

Tres definiciones importantes:

- **Conductancia**

$$\frac{\text{Tasa de flujo}}{\text{Gradiente de presión}} \left[\frac{\text{kg/s}}{\text{MPa}} \right]$$

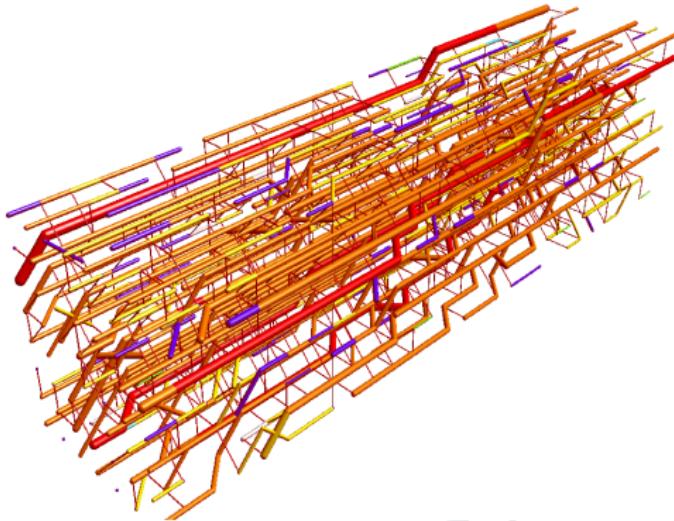
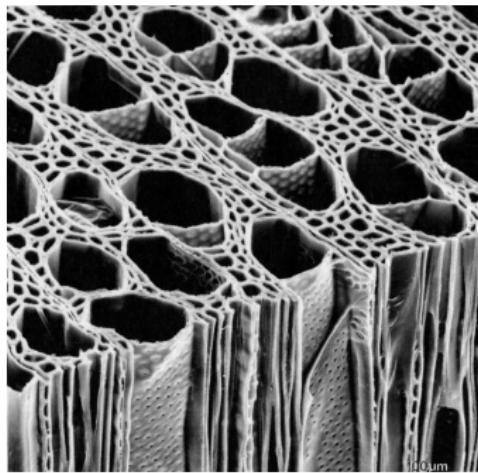
- **Conductividad hidráulica**

$$\frac{\text{Tasa de flujo} \cdot \text{Longitud de muestra}}{\text{Gradiente de presión}} \left[\frac{\text{kg/s}}{\text{MPa}} \cdot \text{m} \right]$$

- **Conductividad específica**

$$\frac{\text{Tasa de flujo}}{\text{Gradiente de presión}} \cdot \frac{\text{Longitud de muestra}}{\text{Área conductiva}} \left[\frac{\text{kg/s}}{\text{MPa}} \cdot \frac{\text{m}}{\text{m}^2} \right]$$

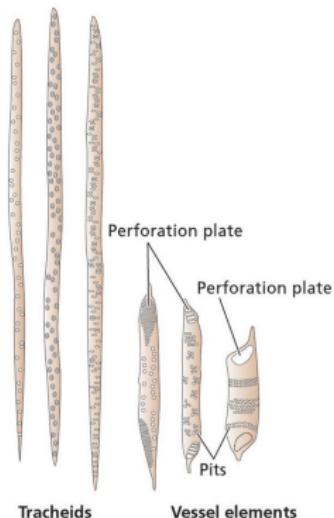
¿De qué depende la conductividad del xylem?



- Estructura del xylem: red compleja de traqueidas (y vasos en caso de angiospermos) interconectad@s

Ilustración: Tyree & Zimmermann, 2003

¿De qué depende la conductividad del xilema?



- Flujo en el lumen de vasos/traqueidas - Ecuación de Hagen-Poiseuille (flujo en capilares ideales):

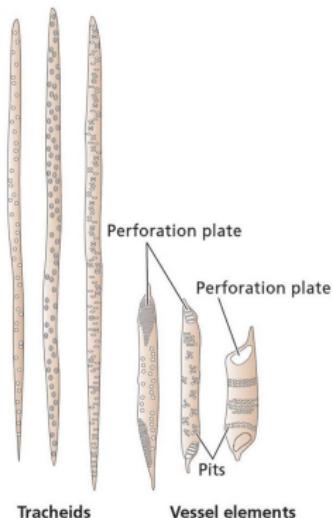
$$F = \frac{\pi \cdot r^4}{8\eta} \cdot \frac{\Delta \Psi_p}{l}$$

η Viscosidad dinámica
 l Longitud del capilar

Ilustración: Taiz & Zeiger, 2002



¿De qué depende la conductividad del xilema?



- Flujo en el lumen de vasos/traqueidas - Ecuación de Hagen-Poiseuille (flujo en capilares ideales):

$$F = \frac{\pi \cdot r^4}{8\eta} \cdot \frac{\Delta \Psi_p}{l}$$

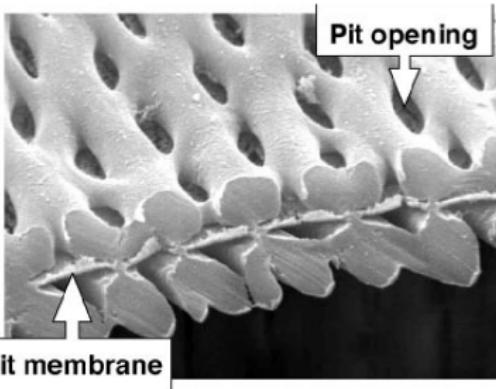
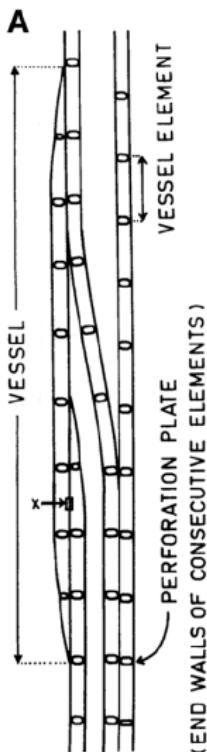
η Viscosidad dinámica
 l Longitud del capilar

- Conductividad aumenta con r^4

Ilustración: Taiz & Zeiger, 2002



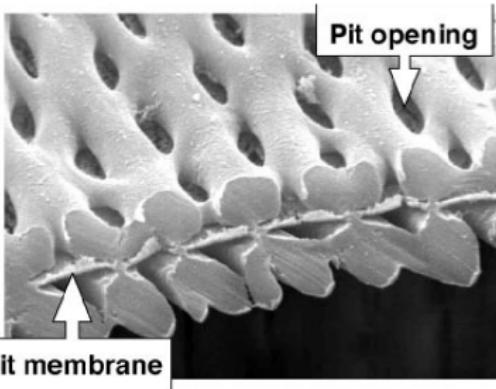
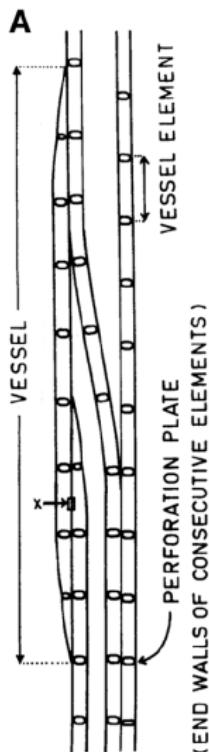
¿De qué depende la conductividad del xylem?



- Transición de un(a) vaso/traqueída a otr@:
 - Resistencia de flujo de punteaduras
 - Densidad de punteaduras
 - Además importante: Longitud de vasos (vasos cortos: más punteaduras en el camino del agua)

Ilustración: izquierda - Zimmermann & McDonough, 1978; derecha - Hacke & Sperry, 2001

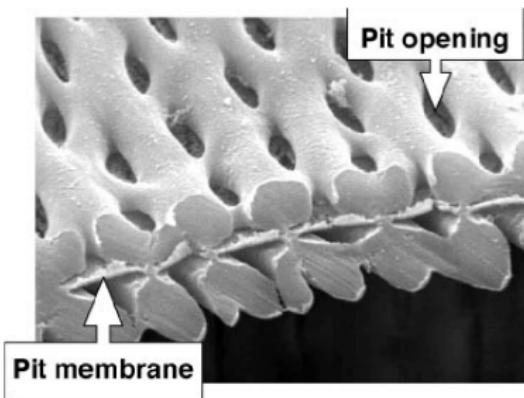
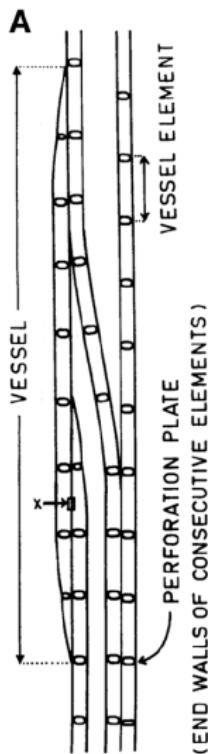
¿De qué depende la conductividad del xylem?



- Transición de un(a) vaso/traqueída a otr@:
 - Resistencia de flujo de punteaduras
 - Densidad de punteaduras**
 - Además importante: Longitud de vasos (vasos cortos: más punteaduras en el camino del agua)

Ilustración: izquierda - Zimmermann & McDonough, 1978; derecha - Hacke & Sperry, 2001

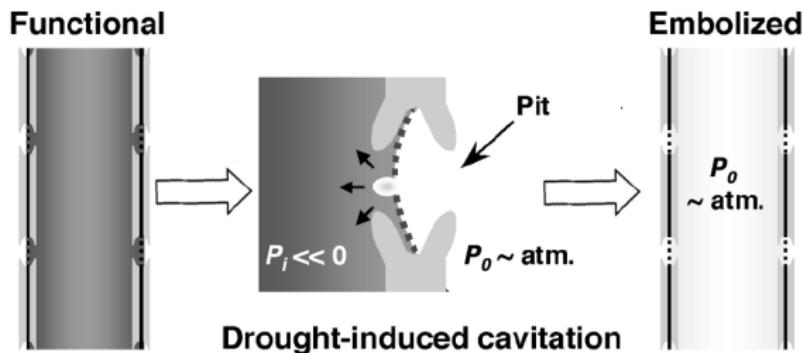
¿De qué depende la conductividad del xylem?



- Transición de un(a) vaso/traqueída a otr@:
 - Resistencia de flujo de punteaduras
 - Densidad de punteaduras
 - Además importante: **Longitud de vasos** (vasos cortos: más punteaduras en el camino del agua)

Ilustración: izquierda - Zimmermann & McDonough, 1978; derecha - Hacke & Sperry, 2001

La formación de embolias



- Embolias están causadas por aire entrando por poros inusualmente grandes en las membranas de las punteaduras
- El riesgo de embolias está relacionado a la densidad, el grosor y el área total de punteaduras

Ilustración: Hacke & Sperry, 2001 (modificado)

Stability-efficiency-tradeoff

- Para optimizar eficiencia conductiva, una planta tiene que...
 - ...aumentar diámetro y longitud de vasos
 - ...aumentar densidad de punteaduras
 - ...bajar resistencia de flujo de las punteaduras (aumentar diámetro)



Stability-efficiency-tradeoff

- Para optimizar eficiencia conductiva, una planta tiene que...
 - ...aumentar diámetro y longitud de vasos
 - ...aumentar densidad de punteaduras
 - ...bajar resistencia de flujo de las punteaduras (aumentar diámetro)



Stability-efficiency-tradeoff

- Para optimizar eficiencia conductiva, una planta tiene que...
 - ...aumentar diámetro y longitud de vasos
 - ...aumentar densidad de punteaduras
 - ...bajar resistencia de flujo de las punteaduras (aumentar diámetro)



Stability-efficiency-tradeoff

- **Para optimizar eficiencia conductiva, una planta tiene que...**
 - ...aumentar diámetro y longitud de vasos
 - ...aumentar densidad de punteaduras
 - ...bajar resistencia de flujo de las punteaduras (aumentar diámetro)
- **PERO: Para optimizar seguridad contra embolías, una planta tiene que...**
 - ...bajar diámetro y longitud de vasos
 - ...bajar densidad de punteaduras
 - ...aumentar resistencia de flujo de las punteaduras (bajar diámetro)



Stability-efficiency-tradeoff

- Para optimizar eficiencia conductiva, una planta tiene que...
 - ...aumentar diámetro y longitud de vasos
 - ...aumentar densidad de punteaduras
 - ...bajar resistencia de flujo de las punteaduras (aumentar diámetro)
- PERO: Para optimizar seguridad contra embolías, una planta tiene que...
 - ...bajar diámetro y longitud de vasos
 - ...bajar densidad de punteaduras
 - ...aumentar resistencia de flujo de las punteaduras (bajar diámetro)



Stability-efficiency-tradeoff

- **Para optimizar eficiencia conductiva, una planta tiene que...**
 - ... aumentar diámetro y longitud de vasos
 - ... aumentar densidad de punteaduras
 - ... bajar resistencia de flujo de las punteaduras (aumentar diámetro)
- **PERO: Para optimizar seguridad contra embolías, una planta tiene que...**
 - ... bajar diámetro y longitud de vasos
 - ... bajar densidad de punteaduras
 - ... **aumentar resistencia de flujo de las punteaduras (bajar diámetro)**

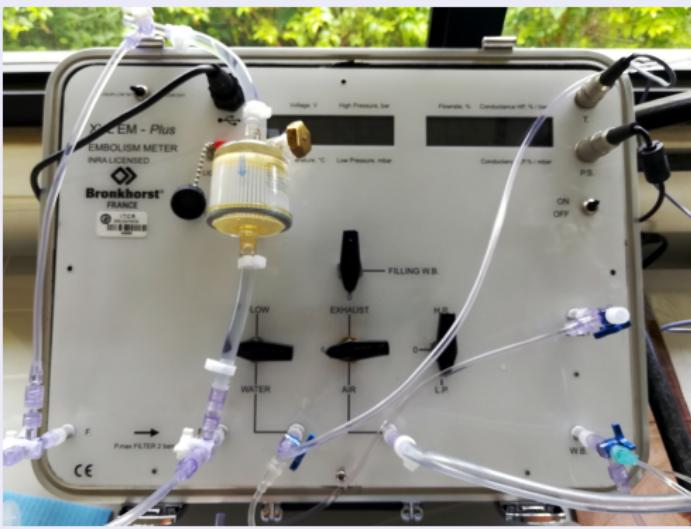


Stability-efficiency-tradeoff

- **Para optimizar eficiencia conductiva, una planta tiene que...**
 - ... aumentar diámetro y longitud de vasos
 - ... aumentar densidad de punteaduras
 - ... bajar resistencia de flujo de las punteaduras (aumentar diámetro)
 - **PERO: Para optimizar seguridad contra embolías, una planta tiene que...**
 - ... bajar diámetro y longitud de vasos
 - ... bajar densidad de punteaduras
 - ... aumentar resistencia de flujo de las punteaduras (bajar diámetro)
- ⇒ **Plantas no pueden maximizar conductividad hidráulica y resistencia contra sequía al mismo tiempo**

Mediciones de conductividad

XyIEm Plus



Estrategias hidráulicas

- Cada especie de planta posee una **estrategía hidráulica** propia que está definiendo su posición entre el espacio definido por seguridad y eficiencia
- **Hidráulica de plantas** es la ciencia que está analizando estas estrategías para entender cuales son los beneficios de estrategias diferentes para una especie bajo diferentes condiciones ambientales, y como afectan su mortalidad en un clima cambiando



Variables medidos en este curso

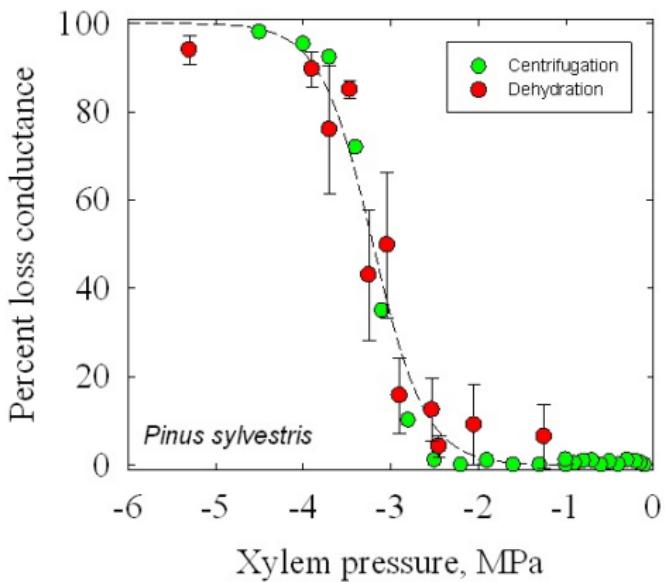
- **Potencial hídrico:** Estado de agua actual de las hojas
 - medido con bomba de Scholander
- **Conductividad:** Capacidad de transportar agua hacia las hojas
 - medido con Xylem Plus o aparato de Sperry



Variables medidos en este curso

- **Potencial hídrico:** Estado de agua actual de las hojas
 - medido con bomba de Scholander
- **Conductividad:** Capacidad de transportar agua hacia las hojas
 - medido con Xylem Plus o aparato de Sperry
- Relación entre conductividad y potencial hídrico: **Curva de vulnerabilidad**

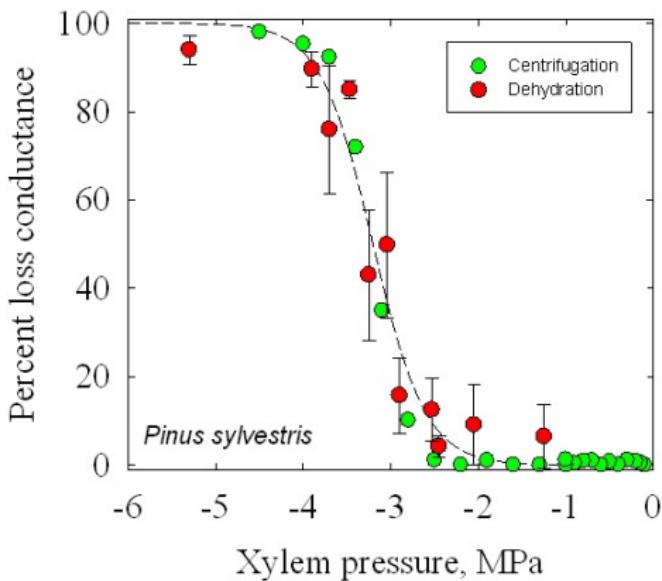




Ejes del diagrama:

- x Potencial hídrico del xilema []MPa]
- y Porcentaje de perdida de conductancia (PLC por sus siglas en inglés) [%]





Parámetros de la curva:

P50 Potencial hídrico relacionado a una perdida 50 % de la capacidad conductiva

pendiente ¿Qué rápido ocurre la pérdida de conductividad?

Métodos de medición

Bench Dehydration El "método clásico potenciales de agua medidos por la bomba de Scholander y conductividades medidos por un aparato de Sperry o el XylEm usando muestras que se seca en el aire

Double ended pressure sleeve Inducción de embolias por presión positiva aplicada en una cámara de presión que contiene la muestra

Cavitron Muestra en una centrifuga, inducción de embolias y de gradiente de presión usando la fuerza centripeta

Métodos de medición

Bench Dehydration El "método clásico" potenciales de agua medidos por la bomba de Scholander y conductividades medidos por un aparato de Sperry o el XylEm usando muestras que se seca en el aire

Double ended pressure sleeve Inducción de embolias por presión positiva aplicada en una cámara de presión que contiene la muestra

Cavitron Muestra en una centrifuga, inducción de embolias y de gradiente de presión usando la fuerza centripeta

Métodos de medición

Bench Dehydration El "método clásico" potenciales de agua medidos por la bomba de Scholander y conductividades medidos por un aparato de Sperry o el XylEm usando muestras que se seca en el aire

Double ended pressure sleeve Inducción de embolias por presión positiva aplicada en una cámara de presión que contiene la muestra

Cavitron Muestra en una centrifuga, inducción de embolias y de gradiente de presión usando la fuerza centrípeta

El valor de curvas de vulnerabilidad

Informaciones sobre la estrategia hidráulica de plantas

- Parámetros determinan hasta que potencial hídrico una planta está capaz de mantener el flujo de agua hacia las hojas
 - ⇒ Adaptabilidad de una especies/un genotipo a un clima más caliente y seco
 - ⇒ P50: criterio muy relevante para el mejoramiento genético de árboles forestales o frutales



El valor de curvas de vulnerabilidad

Informaciones sobre la estrategia hidráulica de plantas

- Parámetros determinan hasta que potencial hídrico una planta está capaz de mantener el flujo de agua hacia las hojas
- ⇒ **Adaptabilidad de una especie/un genotipo a un clima más caliente y seco**
- ⇒ P50: criterio muy relevante para el mejoramiento genético de árboles forestales o frutales



El valor de curvas de vulnerabilidad

Informaciones sobre la estrategia hidráulica de plantas

- Parámetros determinan hasta que potencial hídrico una planta está capaz de mantener el flujo de agua hacia las hojas
- ⇒ Adaptabilidad de una especie/un genotipo a un clima más caliente y seco
- ⇒ P50: criterio muy relevante para el mejoramiento genético de árboles forestales o frutales



Ventajas y desventajas

- **Ventajas de curvas de vulnerabilidad**

- Parámetros con interpretación inmediata mecánistica
- Fuerte predictor de respuestas de plantas a sequía

- **Desventajas de curvas de vulnerabilidad**

- Medición muy compleja, requiere mucho tiempo
- Requiere equipo caro
- Algunos métodos están susceptibles a artefactos de medición relacionados a la longitud de vasos
- Baja escalabilidad



Alternativas

- **Curvas de presión/volumen**
→ medición directa del punto de perdida de turgencia
- **Osmómetro**
→ estimación del punto de perdida de turgencia
- **Contenido relativo de agua de hojas**
→ relacionado con mortalidad por sequía



Referencias

- **Campbell et al. (2006).** *Biology: Australian Version*. New South Wales, Australia: Prentice Education Australia.
- **Hacke U. G., Sperry J. S., 2001:** *Functional and ecological xylem anatomy*. Perspectives in plant ecology, evolution and systematics 4.2: 97–115.
- **Sperry J. S., et al., 2006:** *Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels*. American Journal of Botany 93.10: 1490–1500.
- **Stroock A. D. et al., 2014:** *The physicochemical hydrodynamics of vascular plants*. Annual Review of Fluid Mechanics 46: 615–642.
- **Taiz, L., & Zeiger, E. (2002).** *Plant Physiology*, Sinauer Associates.
- **Tyree, M. T. & Zimmermann, M. H. (2002).** *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- **Zimmermann M. H., McDonough J. 1978:** *Dysfunction in the flow of food*. Plant disease, an advanced treatise 3: 117–140.