

# CAPÍTULO 2

## El agua en la planta

*Marcela Ruscitti*

### Introducción

El agua juega un rol muy importante en la vida de los seres vivos y, en consecuencia también, de las plantas. La fotosíntesis, uno de los principales procesos fisiológicos de los vegetales, requiere que las plantas tomen CO<sub>2</sub> del aire a través de los estomas y simultáneamente pierdan agua por transpiración, llevándolas a un estado de deshidratación. La deshidratación de las plantas puede causar un estrés hídrico, que según su intensidad y duración, puede repercutir en el crecimiento y en el rendimiento, e incluso producir la muerte. De todos los recursos que la planta necesita para crecer, el agua es el más abundante y muy frecuentemente el más limitante.

El agua es el componente mayoritario de las plantas, puede representar entre un 60 y 90% del peso fresco, según el tejido que se considere. En las plantas el agua cumple funciones de sostén, permite el crecimiento de las células, facilita el enfriamiento de las hojas, es el vehículo para el traslado de nutrientes por el xilema y de fotoasimilados por el floema y principalmente es el medio en el que se desarrollan todas las reacciones químicas.

A pesar del alto contenido de agua que tienen los tejidos vegetales, las moléculas de agua permanecen en la planta, a veces sólo minutos. El agua fluye continuamente desde el suelo o la solución nutritiva, a través de la planta hasta perderse en la atmósfera. Cuando una planta sintetiza 1 Kg de materia seca pasan por ella desde 20 litros de agua, como en el ananá hasta 600 litros como en varias especies de Bromus.

Ésta circulación de agua a través de la planta depende del agua disponible, de las características morfológicas y fisiológicas de la especie vegetal y de las condiciones ambientales, en particular la temperatura, el viento y la humedad relativa. El estado hídrico de una planta entonces va a variar permanentemente a lo largo del día y de los días, en función de la cantidad de agua que absorbe por la raíz y la que pierde por transpiración a través de sus hojas. Es posible que en un suelo con buen contenido de agua o en un sistema hidropónico, el balance hídrico de la planta sea negativo porque la pérdida de agua por transpiración excede la absorción desde las raíces. Este balance podrá revertirse cuando disminuya la transpiración y el agua absorbida sea mayor.

La cantidad de agua que la planta puede absorber depende de varios factores como las características físico-químicas del suelo, la distribución de las raíces en el perfil del suelo, la morfología de ese sistema radical y de las estrategias que pueda desarrollar la planta para extraer agua, como el ajuste osmótico. El agua que se pierde por transpiración también va a depender de muchos aspectos como la temperatura y humedad del aire, la velocidad del viento, la irradiancia, el contenido hídrico del suelo, las características morfológicas de la planta (número de estomas, ubicación de los mismos, presencia de pelos, etc) y también las estrategias que desarrolle la planta para evitar la pérdida de agua como, por ejemplo, el enrollamiento o abscisión de las hojas. En un sistema hidropónico, algunas de estas variables se modifican, principalmente en lo que se refiere a la absorción, dado que el agua está siempre disponible en estos sistemas.

El conocimiento de estas consideraciones es de gran importancia y nos permite comprender el balance hídrico de las plantas para hacer un uso racional y eficiente de este recurso cada vez más escaso.

## **Estructura de la molécula de agua, sus propiedades**

La vida está íntimamente asociada al agua, muy especialmente en su estado líquido, la importancia para los seres vivos es consecuencia de sus propiedades físicas y químicas.

El agua es un disolvente para sustancias como sales inorgánicas, azúcares y aniones orgánicos, y constituye el medio en el que tienen lugar todas las reacciones bioquímicas. El agua, en su forma líquida, permite la difusión y el flujo masivo de solutos, y por esta razón es esencial para el transporte y la distribución de nutrientes y metabolitos en toda la planta.

También es importante en las vacuolas de las células vegetales, ya que ejerce presión sobre el protoplasma y la pared celular, manteniendo así la turgencia en hojas, raíces y otros órganos de la planta. En general, la deshidratación de los tejidos, por debajo de un nivel crítico se traduce en cambios irreversibles en la estructura y, finalmente, en la muerte de la planta.

El agua es tan familiar que puede sorprender la afirmación de que es una sustancia anómala, ya que posee propiedades únicas e inusuales para una molécula tan simple. A temperatura ambiente, se encuentra en estado líquido, siendo que por su peso molecular (18 g) debería ser un gas; tendría que convertirse en gas a  $-80^{\circ}\text{C}$  en lugar de  $100^{\circ}\text{C}$  y congelar a  $-100^{\circ}\text{C}$ , en vez de  $0^{\circ}\text{C}$ . La densidad del agua varía también en forma peculiar, en función de la temperatura; cuando un trozo de hielo se funde, el líquido aumenta su densidad hasta los  $4^{\circ}\text{C}$  y por encima de esta temperatura vuelve a disminuir. Este comportamiento es causado por el aumento de volumen (10%) cuando congela, por lo cual disminuye su densidad.

Estas propiedades tan peculiares de la molécula de agua tienen su origen en su estructura molecular, cuando los átomos de hidrógeno y oxígeno se combinan por enlaces covalentes

para formar agua, se comparten 4 electrones, de tal manera que la molécula se torna estable y muy poco reactiva. La molécula es eléctricamente neutra, considerada como un todo, pero la disposición asimétrica de los electrones hace que un extremo esté cargado positivamente con respecto al otro, entonces el agua se comporta como un dipolo.

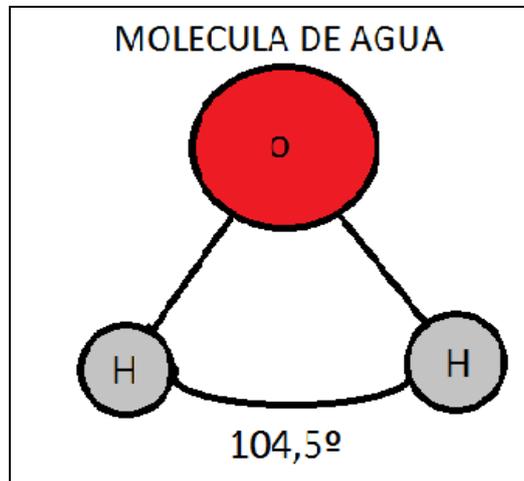


Figura 1: molécula de agua

Muchas de las propiedades del agua se explican mediante el concepto de puente de hidrógeno junto al del momento dipolar. Los puentes de hidrógeno se forman cuando el átomo de hidrógeno de la molécula de agua es atraído por fuerzas intensas de átomos electronegativos (los oxígenos de moléculas contiguas), razón por la cual se lo considera como un enlace entre ambos.

El agua está formada por agregados de moléculas unidas por los puentes de hidrógeno, que si bien son débiles, existen en una cantidad tan numerosa que le otorgan a éste líquido una fuerza de cohesión molecular muy elevada. Esta propiedad tiene implicaciones muy importantes en el ascenso del agua por los vasos hasta las hojas de árboles de gran altura, sin que la columna de agua se rompa y así se corte el flujo de agua. La cohesión de las moléculas de agua hace que se necesite una cantidad de energía muy elevada para provocar la evaporación; por este motivo, la transpiración de las hojas tiene un efecto de enfriamiento importante.

## Estado hídrico de la planta, concepto de potencial agua

Todos los seres vivos, incluyendo las plantas, requieren continuamente energía para mantener y reparar sus estructuras altamente organizadas. Procesos como acumulación de

solutos, reacciones bioquímicas, transporte a grandes distancias son realizados por un aporte de energía libre a la planta.

Para comprender la relación planta – agua es necesario definir y determinar el estado hídrico en la célula, el órgano o incluso toda la planta.

El estado hídrico de las plantas se puede estudiar en términos de contenido hídrico, expresado como porcentaje del peso seco:

$$CH = \frac{(PF - PS)}{PS} \times 100$$

CH: contenido hídrico

PF: peso fresco de la muestra

PS: peso seco de la muestra determinado después de mantenerla en estufa a 80°C durante 24 horas

Para evitar los errores que conlleva la variabilidad del peso seco, se expresa el contenido hídrico sobre la base del contenido hídrico a plena turgencia, que pasa a denominarse contenido hídrico relativo (CHR), o el parámetro complementario déficit de saturación hídrica (DSH).

$$CHR = \frac{(PF - PS)}{(PT - PS)} \times 100$$

PT: peso a turgencia plena

$$DSH = 100 - CHR$$

Los conceptos anteriores no permiten determinar el sentido del movimiento del agua desde y hacia las diferentes partes de una planta, ni entre el medio y la planta. La expresión que se utiliza habitualmente para referirse a este intercambio es el potencial químico.

El potencial químico del agua o potencial agua, es una expresión cuantitativa de la energía libre asociada con la planta. En termodinámica, la energía libre representa el potencial o capacidad de un sistema para realizar trabajo útil. El potencial químico es una cantidad relativa, se expresa como la diferencia entre el potencial de una sustancia en un estado dado y el potencial de la misma sustancia en un estado normal. La unidad para expresar el potencial químico es energía por mol de sustancia ( $J mol^{-1}$ ). En el caso particular del agua, es el Potencial Agua, que representa la capacidad de realizar trabajo por mol de agua.

El potencial agua, o su capacidad de realizar trabajo, es afectado por cinco factores: concentración, presión, temperatura, gravedad y potencial eléctrico, que pueden actuar aumentándolo o disminuyéndolo. Al ser la molécula de agua neutra, el potencial eléctrico no afecta su potencial químico. Sólo la concentración, presión (o tensión), temperatura y gravedad modifican su valor. Como ya mencionamos, la unidad de potencial agua ( $\psi$ ) es energía por mol

de sustancia ( $\text{J mol}^{-1}$ ). Esta unidad no es práctica, por lo cual el potencial agua se expresa en forma de presión (MPa).

El potencial agua, se representa por la letra griega psi ( $\psi$ ), es una cantidad relativa al potencial agua del agua pura ( $\psi_0$ ) que se toma como referencia y se considera que ejecuta el trabajo útil máximo.  $\psi = \psi_0 + \text{concentración} + \text{presión} + \text{gravedad} + \text{temperatura}$

Al  $\psi_0$  se le asignó arbitrariamente el valor de 0 MPa.

Entonces, de acuerdo a lo expuesto, en un sistema particular, el potencial agua total es la suma algebraica de varios componentes:

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

siendo  $\psi_p$ ,  $\psi_s$ ,  $\psi_m$  y  $\psi_g$  componentes debidos a fuerzas de presión osmótica, mátrica y gravitacional, respectivamente.

El componente presión ( $\psi_p$ ) representa la diferencia en presión hidrostática con la de referencia, puede ser positivo o negativo. El componente osmótico ( $\psi_s$ ) es consecuencia de los solutos disueltos, disminuye la energía libre del agua y es siempre negativo. El potencial mátrico ( $\psi_m$ ) es similar al anterior, pero en este caso es consecuencia de las fuerzas en las superficies de los sólidos (coloidales). El componente gravitacional ( $\psi_g$ ) es consecuencia de diferencias en energía potencial debidas a la diferencia de altura con el nivel de referencia. Se incluye cuando se considera el movimiento del agua en los árboles cuya altura superen los 10 metros.

$$\psi_g = \rho_a g h$$

$\rho_a$ : densidad del agua

g: gravedad

h: altura por encima del plano de referencia

El potencial agua caracteriza también el estado del vapor en el aire, siendo función de la humedad relativa y la temperatura:

$$\psi = \frac{RT}{V} \ln \frac{HR}{100} \quad \text{o} \quad \psi = 4,608 T \ln \frac{HR}{100}$$

$\psi$ : potencial agua en MPa

R: constante general de los gases

V: volumen molar del agua

T: temperatura en grados Kelvin

HR: humedad relativa del aire

(Azcón- Bieto y Talón, 2008)

Cuando la HR es del 100%, se aplica en la fórmula respectiva y el  $\ln \frac{HR}{100}$  ( $100/100 = 1$ ,  $\lg$  de  $1=0$ ), luego el  $\psi$  del aire vale cero. En general, se considera que el potencial agua en las células vegetales viene determinado, fundamentalmente por el potencial osmótico ( $\psi_s$ ) y por potencial presión ( $\psi_p$ ).

El movimiento del agua a través de una membrana semipermeable, producido por la diferencia de potencial que se genera al agregar un soluto ( $\psi_s$ ) se llama ósmosis y la presión que se debe realizar para llegar al equilibrio se llama presión osmótica.

La diferencia de potencial agua que se produce entre dos compartimentos provoca el movimiento del agua, siempre el agua se moverá del compartimento con mayor potencial al del menor potencial, así se explica el movimiento del agua desde el suelo hacia las raíces, de las raíces al tallo, luego a las hojas y su pasaje final al aire en forma de vapor.

Muchos procesos fisiológicos como el crecimiento celular, la absorción de nutrientes, la fotosíntesis, la productividad, son fuertemente influenciados por el potencial agua y sus componentes.

## **Movimiento del agua en la planta, absorción, transporte y transpiración**

El movimiento del agua en la planta se produce siguiendo un gradiente de potencial. El agua se mueve desde zonas de mayor potencial a otras de menor potencial hídrico, en las plantas el potencial es más elevado en las raíces, disminuyendo a lo largo del tallo y con los valores más bajos en las hojas. De esta forma se explica cómo el agua se mueve de una célula a otra y también cómo se mueve desde las raíces, a través del tallo y llega a las hojas más altas de los árboles, sin gasto de energía metabólica.

Si bien el pasaje de agua de célula a célula se realiza siguiendo un gradiente de potencial hídrico, como ya se mencionó, la permeabilidad de las membranas celulares cumple un rol importante en dicho movimiento. Antes se creía que el agua difundía a través de la doble capa lipídica y que la permeabilidad de la membrana dependía de los lípidos que la conformaban. Desde hace poco tiempo estos conceptos debieron modificarse con el descubrimiento de ciertas proteínas intrínsecas, tanto en la plasmalema como en el tonoplasto, llamadas “acuaporinas”.

Las acuaporinas son proteínas intrínsecas de las membranas celulares que constan de seis dominios transmembranales, con los extremos N y C terminales hacia el citosol. Generalmente se presentan en tetrámeros, donde cada monómero es un poro independiente. La multiplicidad de isoformas de las acuaporinas y su ubicación en los tejidos, contribuye a determinar las propiedades hidráulicas de los tejidos. Las acuaporinas se expresan en mayor proporción en las raíces, donde media la incorporación de agua desde el suelo o la solución nutritiva. Cuando se estudia el movimiento del agua desde el suelo hacia las raíces y luego a lo largo de toda la planta, se habla del concepto del continuo suelo-planta-atmósfera, es decir, se considera el movimiento del agua desde el suelo hacia las raíces, a través de la planta y hacia el aire, como una serie de procesos estrechamente interrelacionados. A pesar de que este concepto es en

realidad una simplificación excesiva, permite el desarrollo de modelos del movimiento del agua tanto en las células como en comunidades boscosas.

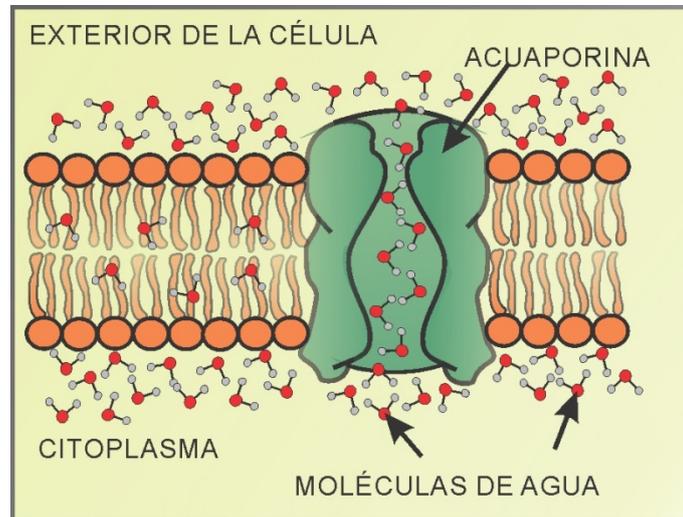


Figura 2: estructura de una acuaporina.

El agua se mueve con facilidad hacia las raíces de la planta siguiendo un gradiente decreciente de potencial hídrico. El íntimo contacto entre la raíz y el suelo es primordial para una efectiva absorción de agua, esto se ve favorecido por el crecimiento de la raíz y la presencia de pelos radicales, que aumentan la superficie de absorción de agua y nutrientes del medio. En una solución nutritiva, el agua y los nutrientes están a disposición de la planta, por este motivo el crecimiento de la raíz no es una estrategia habitual en los cultivos hidropónicos y las raíces de estas plantas presentan menor desarrollo que las que crecen en suelo, en condiciones naturales.

Una vez que el agua ingresa por los pelos radicales, puede moverse por dos vías principales, la apoplástica y la simplástica. La vía apoplástica es aquella que comprende los espacios intercelulares y las paredes de las células y presenta menor resistencia al pasaje de agua. Mientras que en la vía simplástica el agua ingresa a la célula, atravesando la pared celular y la membrana plasmática y se mueve de célula a célula vía plasmodesmos. De esta forma la resistencia al flujo de agua es mayor.

Ya sea por una vía o por otra, para ingresar al cilindro central de la raíz, el agua debe atravesar una membrana celular al encontrarse con las bandas de Caspari, cuyas paredes celulares radiales y transversales están engrosadas, frecuentemente lignificadas e impregnadas de suberina. De esta forma, siguiendo gradientes de potencial, el agua penetra al tejido de conducción.

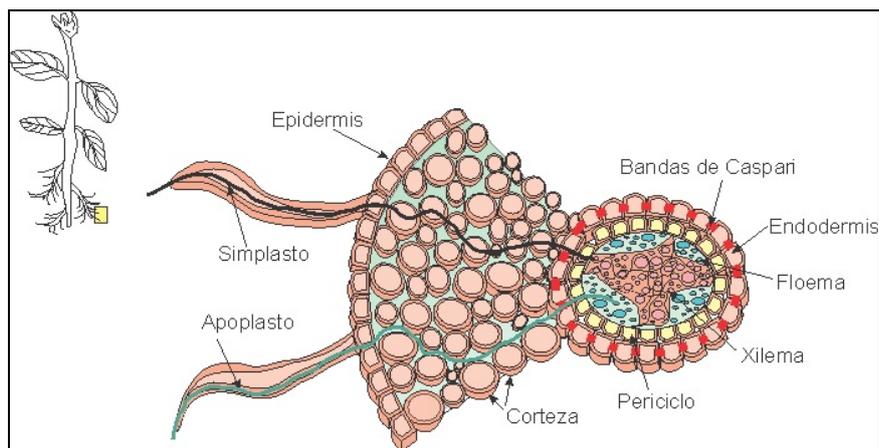


Figura 3: vías de absorción de agua en la raíz.

El suministro de agua por las raíces al tallo puede cambiar según la demanda, por ejemplo, en una planta que está transpirando activamente, la tensión ejercida en el tallo es grande y la resistencia hidráulica de la raíz es baja, y se facilita la absorción de agua con el aumento de la demanda. En cambio, en situaciones donde no se produce transpiración, por ejemplo durante la noche y ante una resistencia hidráulica de la raíz elevada, el suministro de agua que asciende por el tallo será marcadamente menor.

Contrariamente a lo que ocurre en la raíz, en el xilema la resistencia al pasaje del agua es muy baja, dada la anatomía de este tejido. Las células conductoras del xilema tienen una anatomía especializada que permite el transporte de grandes cantidades de agua con una gran eficiencia.

Los vasos leñosos o tráqueas se encuentran en angiospermas y en un pequeño número de gimnospermas. Las traqueidas se encuentran tanto en angiospermas como en gimnospermas. Cada vaso o tráquea está formado por varios elementos o células que al llegar al estado adulto pierden su protoplasto, son células alargadas con las paredes secundarias impregnadas de lignina. Esta pared confiere considerable resistencia a la compresión y evita que se colapsen debido a las elevadas tensiones que a menudo experimentan. Las paredes secundarias lignificadas no son tan permeables al agua como las primarias, pero al formarse dejan depresiones, que son sitios delgados y porosos donde las células están separadas solo por las paredes primarias. En las traqueidas, las depresiones se encuentran en los extremos, lo que permite que el agua ascienda de una traqueida a la siguiente, y de esta manera forman filas de células. Los elementos de los vasos poseen placas cribosas en sus extremos, y estas placas presentan aberturas en donde la pared secundaria no se alcanzó a formar y la pared primaria y la lámina media se disuelven. Dichas aberturas permiten un movimiento rápido del agua. Estos elementos se alinean de manera que forman largos tubos llamados vasos que van desde unos pocos centímetros a varios metros. Las traqueidas difieren de los vasos por ser células sin

perforaciones, que presentan pares de puntuaciones areoladas en sus paredes comunes. Son células muertas, alargadas, con los extremos aguzados y una cavidad interior o lumen bastante amplio.

En la mayoría de las plantas, el xilema es el camino más largo para el movimiento del agua, aunque comparado con el pasaje a través de la raíz, es más simple y con una menor resistencia al flujo.

La transpiración es la pérdida de agua en forma de vapor, que se produce en las plantas, a través de los estomas, hacia la atmósfera. Es un proceso de gran importancia para las plantas, porque esta pérdida de agua puede inducir un déficit hídrico y en consecuencia una pérdida económica importante para los cultivos.

El pasaje de líquido a vapor ocurre en las paredes celulares expuestas a los espacios de aire del mesófilo. La pared celular en general está empapada de agua, con un potencial próximo a cero. El aire colindante tiene un potencial más reducido, debido a que se encuentra normalmente no saturado. Esta diferencia de potencial entre el agua líquida de las paredes y la fase de vapor adyacente, provoca la evaporación. El vapor de agua se difunde hacia las cavidades subestomáticas y sale a la atmósfera por los estomas. Entonces podemos decir que la transpiración es la salida de vapor de agua a través de los estomas como resultado de la diferencia de potencial agua entre las hojas y el aire, es un proceso físico e inevitable para la planta.

La apertura y cierre de los estomas es la forma que tienen las plantas de regular la pérdida de agua. A la noche, cuando no hay fotosíntesis y se acumula  $\text{CO}_2$ , los estomas se cierran impidiendo la pérdida de agua. A la mañana, con el aumento de la radiación aumenta también la fotosíntesis y la demanda de  $\text{CO}_2$ , disminuye la concentración de  $\text{CO}_2$  en la cámara subestomática, los estomas se abren y se produce la pérdida de agua por transpiración.

Factores que afectan la transpiración de las plantas:

La carga energética que incide sobre el vegetal: al ser la transpiración un proceso físico de evaporación, la radiación solar que incide sobre la hoja, modifica su temperatura, en consecuencia la humedad relativa y aumenta el gradiente entre la hoja y el aire que la rodea y afecta la intensidad del proceso. A mayor temperatura de la hoja, la pérdida de agua es más elevada.

La humedad relativa del aire (HR): la tendencia del agua a evaporarse es más intensa cuanto mayor es el gradiente de presión de vapor entre las superficies húmedas de las hojas y el aire que la rodea.

El potencial de vapor se calcula conociendo la temperatura y la humedad relativa. Cuando el aire está saturado de humedad su potencial es cero. En esta situación la transpiración es nula. Salvo en aire saturado de humedad, el gradiente de potencial entre las hojas y el aire es muy grande.

Resistencia al flujo de agua desde el suelo hacia la atmósfera: si bien la transpiración es un proceso físico, es regulado por dispositivos biológicos que ofrecen resistencia al flujo del agua

a través de la planta. Estas resistencias se ubican en el suelo, la raíz, el xilema, el mesófilo de las hojas, la cutícula, los estomas y el aire que las rodea. La resistencia del suelo depende de su conductividad hidráulica o impedancia. Cuando la rizosfera agota su contenido de agua útil debe ser reaprovisionada por la de su entorno, para que las raíces no sufran un estrés hídrico. La resistencia de la raíz es una de las más altas al flujo del agua y se debe a los protoplastos de este órgano que deben ser atravesados por el flujo de agua. La resistencia del xilema es muy baja porque es un tejido muerto especializado en la conducción de agua. Su valor es constante y sólo se modifica con el crecimiento del tallo. La resistencia del mesófilo es muy variable y depende de la anatomía de la hoja. Esta resistencia está en relación directa con el área total de la hoja e inversamente proporcional al coeficiente de permeabilidad y el área interna. La resistencia de la cutícula es alta debido a la incrustación con sustancias hidrofóbicas, como la cutina y la lignina. La cutícula puede poseer también adcrustaciones de ceras, en forma de gránulos, placas, bastones o en forma de gotas viscosas semilíquidas. Los estomas ejercen una resistencia muy variable, según su grado de apertura. Cuando están cerrados ejercen una resistencia máxima, aunque no infinita y cuando están abiertos es mínima, pero nunca nula. Esta resistencia es la más importante de la planta y determina la intensidad transpiratoria. La resistencia del aire es la que se le opone a la salida del vapor de agua, es la capa de aire calmo adyacente a la epidermis, la que se denomina capa límite. Cuando el aire está calmo, esta capa posee mayor espesor y se satura rápidamente de vapor de agua, lo que hace casi nulo el gradiente entre la hoja y el exterior. El espesor de la capa de aire calmo varía con la velocidad del viento y el tamaño de las hojas.

Entonces podemos redefinir la transpiración de esta forma:

$$\text{Transpiración} = \frac{\psi_{\text{hoja}} - \psi_{\text{aire}}}{\Sigma \text{ resistencias}}$$

Cuando las condiciones ambientales no permiten la transpiración, se produce otro fenómeno llamado gutación, que es la salida de agua líquida con sales a través de los hidatodos, que son terminaciones xilemáticas en las hojas. El agua que penetra en los vasos conductores, desde la raíz, tiende a subir por los mismos si se mantiene una diferencia de potencial agua. La columna ascendente ejerce una presión, llamada presión radical y es responsable del fenómeno de gutación.

## **Balance hídrico y déficits hídricos ¿cómo afectan el crecimiento de las plantas?**

La eficiencia en el uso del agua por parte de las plantas, se expresa como un coeficiente conocido como:

Requerimiento hídrico = agua perdida (Kg) / materia seca formada (Kg)

Los valores más bajos han sido medidos en el ananá (10 a 25) y los más altos en algunas especies de Bromus (900 a 1000).

En condiciones ambientales moderadas, la planta mantiene un grado de turgencia favorable para el metabolismo, sin embargo, a lo largo del día y de los días esta situación suele modificarse.

Los procesos básicos involucrados en el balance hídrico de una planta son la absorción, la conducción y la pérdida de agua. Durante el día el balance hídrico es normalmente negativo y suele restaurarse durante la noche, si hay suficiente agua en el suelo, pero en períodos de sequía, el contenido de agua en la planta no se restablece completamente, entonces el déficit se acumula a través de los días hasta la ocurrencia de una lluvia.

En un sistema hidropónico, no se produce esta situación de déficit hídrico como se produce en el suelo, pero igualmente el balance hídrico de la planta puede ser negativo cuando la pérdida de agua por transpiración supera la absorción por parte de las raíces, aunque las raíces se encuentren sumergidas en la solución nutritiva.

Este balance hídrico negativo produce en las plantas un conjunto de síntomas a nivel morfológico, metabólico y fisiológico. El primer proceso que es afectado es el crecimiento celular y posteriormente la fotosíntesis como consecuencia del cierre estomático. En consecuencia, se produce una disminución de la producción de biomasa y del rendimiento, con gran impacto a nivel agronómico.

En general, las especies difieren en el grado, los mecanismos y el período de tolerancia a este estado hídrico desfavorable. Actualmente es de gran interés conocer estos mecanismos de resistencia que permitirán, por medio de la mejora genética, obtener plantas resistentes a este estrés abiótico. La relación entre las características hídricas de las plantas y los cambios en la expresión génica que caracterizan la adaptación de las plantas al estrés hídrico son aspectos de creciente atención en la investigación actual.

## Bibliografía

- Azcón-Bieto, J. y Talón, M. (2008). Fundamentos de Fisiología Vegetal. 651 pág. McGraw Hill. Interamericana
- Golberg, A. D. (2008). El agua. De la molécula a la biósfera. 231 pág. Alberto Daniel Golberg y Alicia Graciela Kin 1ra ed. Santa Rosa: Base 1.
- Montaldi, E.R. (1995). Principios de Fisiología Vegetal. 298 pág. Ediciones Sur.
- Taiz, L. y Zeiger, E. (2006). Plant physiology. 3ra.Ed 758 pág. Sinauer Associates, Inc. Publisher.